Magnus W.

Über

die Formbildung der Hutpilze.

Von

Werner Magnus.

IMPERIAL BUREAU OF MYCOLOGY
22 JUN 1926

Hierzu 6 Tafeln.

Berlin.
In Kommission bei R. Friedländer & Sohn.
1906.

Aus dem Archiv für Biontologie, herausgegeben von der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Bd. I.

Über

die Formbildung der Hutpilze.

Von

Werner Magnus.

Hierzu Tafel 8—13.

Berlin.
In Kommission bei R. Friedländer & Sohn.
1906.

Inhalt.

Seite

Einleitung 85

Tatsachen der Regeneration 89

Methodik 89

Regeneration im Jugendstadium 93

Älteres Entwicklungsstadium 99

Streckungsstadium 103

Vegetative Hyphenaussprossung 107

Verschiedenheiten der Aussprossungsfähigkeit 108

Weiterentwicklung der Hyphen 114

Zur Analyse der Regenerationsvorgänge 119

Normale Fruchtkörperentwicklung 130

Teratologische Fälle 143

Verwachsungen 143

Prolifikationen 145

Adventive Hymeniumbildung 146

Mutation 153

Ausblick auf phylogenetische Probleme 156

Einleitung.

In die Gesetze pflanzlicher Formbildung einzudringen, stehen dem Forscher zwei Wege offen. Einmal kann er versuchen, die möglichst eindeutigen Bedingungen festzustellen, welche diesen oder jenen Entwicklungsgang, dieses oder jenes Organ hervorzurufen vermögen, wie die vegetativen oder oft mannigfaltigen Fruktifikationszustände der Pilze und Algen, wie Blätter- oder Knollenorgane oder Blüten der höheren Pflanzen, mit einem Worte, er kann danach streben, „die Formbildung durch Kenntnis ihrer Bedingungen zu beherrschen" (Klebs), oder aber er kann andererseits versuchen, in die Wechselbeziehungen der Zellelemente eines Organs (innere Bedingungen, Korrelationsvorgänge) selbst einzudringen, indem er den unter geeigneten Bedingungen begonnenen Entwicklungsgang des Organs durch äußere Eingriffe stört und aus den eventuell resultierenden anormalen Formen Schlüsse auf das gesetzmäßige Entstehen der normalen Formen zieht. Dieser Eingriff kann z. B. plötzlich extrem günstige Bedingungen für einen dem begonnenen nicht entsprechenden Entwicklungsgang herbeiführen, und es können Zwischenformen entstehen, Umdifferenzierungen, die ebenso, wie sie zum schlagenden Beweis der Wirksamkeit der äußeren Bedingungen für bestimmte Entwicklungsformen herangezogen wurden, auch über die Wechselwirkungen der Zellen sowohl im ursprünglichen, wie später induzierten System Aufschluß zu geben vermögen.

Im allgemeinen jedoch leichter der Analyse zugänglich sind jene Formen, welche bei Fortdauer der für die Entwicklung des Organs günstigen Bedingungen entstehen können, wenn durch mechanische Beeinflussung, durch Hinwegnahme oder Lostrennung einzelner Teile des Organs das Gleichgewicht seines Entwicklungsgangs eine Störung erfährt, die Erscheinungen der Regeneration.

Zumal bei den tierischen Organismen sind die Regenerationsvorgänge unter diesem Gesichtspunkt vielfach untersucht worden. Dadurch, daß die tierischen Zellen in zumeist nur lockerem Zellverband leben und sich während der normalen Entwicklung, ebenso wie bei der Regeneration, mehr oder weniger frei gegen einander verlagern können, sind bei der Regeneration die der Analyse zugänglichen Beziehungen mit denen des normalen Entwicklungsganges vielfach ohne weiteres vergleichbar.

In viel geringerem Grade regenerationsfähig[1]) sind die Organe der höheren Pflanzen (Cormophyten), wie es bedingt zu sein scheint in ihrer der tierischen

[1]) Ich verstehe hier mit Pfeffer u. a. unter Regeneration den Ersatz der verloren gegangenen Teile von der Wundfläche her. Die wichtigsten neueren Ergebnisse über pflanzliche Regeneration habe ich besprochen in der Naturw. Wochenschr. 1906.

gerade entgegengesetzten Organisation. Ihre Zellen stehen vom Beginn an im festen Zellverband und eine Regeneration erfolgt ausschließlich durch Teilung embryonaler resp. wieder in embryonalen Zustand übergehender Zellen. So vermag der Regenerationsvorgang auch nur in viel geringerem Maße Angriffspunkte zu einer Analyse der inneren Beziehungen zu geben. — In den höher organisierten Pilzen und Algen besitzt aber das Pflanzenreich noch eine ganz anders organisierte Gruppe vielzelliger Organismen, deren Zellen, ohne nach allen Richtungen im festen Verband zu stehen, doch nicht die freie Verlagerungsfähigkeit tierischer Zellen besitzen. Sie sind zusammengesetzt aus fädigen Zellreihen, Hyphen, die lose durcheinander wachsen und sich verzweigen. Durch dieses Filzgewebe, tela contexta (Unger), auch Pseudoparenchym, Plectenchym (Lindau), mehr oder weniger selbständig wachsender Fäden, die anatomisch betrachtet, als „Zellkolonie" bezeichnet werden könnten (de Bary), werden nun mannigfach differenzierte und höchst komplizierte Gebilde erzeugt, bis zu so einheitlichen (geschlossenen) Formen, wie sie sonst nicht bei pflanzlichen, sondern nur bei tierischen Organismen vorzukommen pflegen. Gerade hier scheint es, müßte die Frage, unter welchen Gesetzen ihre Zellelemente zur normalen Gestalterzielung aufeinander zu wirken vermögen, sowohl besonders interessant, als auch mit Hilfe der Regenerationserscheinungen relativ leichter in Angriff zu nehmen sein, während „die kausale Aufdeckung dieser Verhältnisse auch für das Verständnis der Vorgänge im Teilungsgewebe von hoher Bedeutung sein würde" (Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, p. 52). Sind nun auch Regenerations-Beobachtungen für einzelne nicht so einheitlich organisierte Algen und Pilze gemacht worden[1]), fehlen sie dennoch gerade für die sowohl durch ihre Form, wie ihre weitgehende Gewebedifferenzierung hoch organisierten Hutpilze so gut wie gänzlich. Brefeld, van Tieghem, Massart, Gräntz und noch jüngst Göbel erklären in gleicher Weise die Agaricinen für regenerationsunfähig[2]) d. h. sie sollen nicht, nachdem die Hutanlage einmal embryonal vorhanden, irgend welche entfernten Teile ergänzen können. Es würde dies nicht viel anders heißen, als daß bei der Anlage des Hutes allen Hyphen für die Weiterentwicklung bereits ihr Platz ganz genau angewiesen wäre.

Durch die Wahl eines geeigneten Objekts, des Champignons, Agaricus campestris, gelang es mir, meiner Erwartung entsprechend, mannigfache Veränderungen und weitgehende Regenerationen zu erzielen. Durch eingehende Analyse der Erscheinungen wurde dann der Versuch unternommen, in die innere Gesetzmäßigkeit dieser Veränderungen einzudringen, sie dann weiterhin zur Erklärung bisher völlig unverständlicher immer wieder beschriebener teratologischer Erscheinungen zu verwerten, und zumal versucht, ein Verständnis der normalen Formbildung der Hutkörper anzubahnen. Konnten hierfür auch nur die ersten Schritte getan werden, wie es bei einem für solches Studium gänzlich neuartigen Objekte verständlich ist, wurde doch versucht, die Probleme möglichst scharf zu formulieren.

Die Versuche über die Regeneration des Champignons wurden angestellt an selbstgezogenen Kulturen (Brut von Grunewald in Zossen) im Gewächshaus des

---

[1]) Für Algen Küster, Bitter, Nordhausen, Ernst, Tobler, für Flechten Bitter, für einige Polyporeen Göbel u. a.

[2]) Über die Reproduktionserfolge Brefelds an Hutpilzen vgl. p. 92.

Botanischen Instituts der landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin und in der Champignon-Züchterei des Lettehaus und des Herrn Vogel. Es wurden auch einige Versuche an anderen Hutpilzen zum Vergleich herangezogen. Eine vorläufige Mitteilung[1]) der Regenerationsversuche erschien 1903, während sich die Ausarbeitung der Resultate durch äußere Umstände bis jetzt verzögerte.

Meinem verehrten Chef, Herrn Geheimrat Kny habe ich für das mir ständig erwiesene Interesse zu danken, wie für die Liberalität mit der er mir die Mittel seines Instituts zur Verfügung stellte.

[1]) Exper. morphol. Untersuchungen Ber. d. dtsch. Bot. Ges. 1903 Bd. XXI.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/uberdieformbuild0000wene

Tatsachen der Regeneration.

Methodik.

In der Hauptsache wurde die Operation am Champignon am Substrat in einfacher Weise durch entsprechend geführte Einschnitte mittelst eines scharfen Scalpells ausgeführt, und je nach Bedarf die Teilstücke am Objekt gelassen oder ganz entfernt. Letzteres empfiehlt sich immer dann, wenn der eine Teil so verletzt ist, daß er voraussichtlich absterben, und die beim Verwesungsprozeß auftretenden Mikroorganismen die wachstumsfähigen Teile anstecken würden. Die Schnittfläche wurde entweder freigelassen oder mit einem Deckglas bedeckt oder mit Vaselin überstrichen oder, was sich als sehr zweckmäßig erwies, mit Watte in dünner Lage überdeckt. Die Watte verhütet eine zu starke Transpiration, ohne die Atmung zu hindern. Störend ist nur, daß die Mycelfäden öfters in die Watte hineinwachsen und dadurch regenerationsunfähig werden. Tubulierte Glasglocken über die operierten Pilze zu setzen, wie im Anfang öfters geschah, erwies sich fast immer als schädlich. — Die Hauptkunst der Operation liegt in einer möglichsten Schonung des Pilzes beim Berühren: er darf dabei weder gequetscht, noch aus dem Substrat gezerrt oder in den Boden gedrückt werden. Es empfiehlt sich daher, zwischen die haltenden Finger kleine Wattepolster zu legen. — Für gewisse Erscheinungen an späteren Entwicklungsstadien wurden auch Operationen an vom Substrat entfernten Pilzen vorgenommen, die dazu auf feuchten Sand unter tubulierte Glasglocken gebracht wurden.

In der Entwicklung des Champignons läßt sich äußerlich ein vegetatives und ein generatives Stadium unterscheiden. Das vegetative Mycel, das sich anfänglich in isolierten Hyphen durch das Nährsubstrat (Pferdemist) verbreitet, durchwächst es späterhin nach allen Richtungen, zumeist in sich regelmäßig verzweigenden und anastomosierenden Strängen, die aus wenig in einander verflochtenen zum größten Teil parallel neben einander laufenden Hyphen gebildet werden, sie bleiben sehr lange lebensfähig, vertragen Austrocknung und bilden die sog. Champignonbrut. Das generative Stadium tritt dadurch in Erscheinung, daß an der Oberfläche des Substrats durch intensive Verzweigung und inniges Verflechten dieser Hyphen mehr oder weniger rundliche stecknadelkopfgroße Konglomerate entstehen, die ersten, so-

weit anatomisch erkennbar, völlig undifferenzierten Anlagen der Fruchtkörper. — Da der Dung in den Züchtereien mit nicht zu feuchter Erde bedeckt zu werden pflegt, entstehen diese Fruchtkörperanlagen auch oft erst in dieser Schicht oder auch auf ihrer Oberfläche.

Die Bedingungen, die die Hutpilze veranlassen, aus dem vegetativen Stadium in das generative überzugehen und ausschließlich an der Oberfläche die Neigung zu zeigen, sich zu solchen rundlichen Gebilden zu verflechten, sind von verschiedenen Seiten diskutiert worden (Brefeld, Klebs 1900, Falk). Sicherlich ist sowohl die Erschöpfung des Substrats an Nährstoffen, wie der Übergang in das Luftmedium von wesentlicher Bedeutung. Ob aber im einzelnen der höhere Sauerstoff- wie niedere Kohlensäure- oder Wasserdampfgehalt wirksam sind, bleibt noch zu entscheiden. Wichtig erscheint, daß die Erschöpfung des Substrats und der Übergang in die Luft allein nicht genügt, denn nach alter Züchtererfahrung „läuft in schlecht gelüfteten Kellern das „Weiße" tagelang über die Beete ohne sich zu fixieren" (Windisch), d. h. an den sich auf der Oberfläche ausbreitenden Mycelsträngen vermögen sich die Hyphen nicht zu den Konglomeraten der Fruchtkörperanlagen zu verflechten[1]). Dasselbe beobachtete ich unter tubulierten Glasglocken, die auf die mit Erde bedeckten Kulturen gestellt wurden, wo sich die ersten feinen Mycelstränge an der Oberfläche zeigten: es entstand unter ihnen nur ein weißer lockerer Filz, während sich an den nicht bedeckten Stellen regelmäßige Fruchtkörperanlagen ausbildeten. — Für unsere Fragestellung genügt es, vorauszusetzen, daß der Pilz sich unter für die Fruktifikation geeigneten Bedingungen befindet. Je geeigneter sie sind, z. B. in der Temperatur, desto besser wird auch die Regeneration von statten gehen. Wesentlich für ihr Gelingen ist besonders auch eine nicht zu geringe Luftfeuchtigkeit, weil die durch die Operation in Freiheit gesetzten Hyphen sonst leicht vertrocknen.

Der Champignon ist nun deshalb für unsere Untersuchungen besonders geeignet, weil er in der Ausbildung der Fruchtkörper relativ unabhängig von äußeren Einflüssen ist. Im Gegensatz zu vielen anderen Hutpilzen (Brefeld), gelangt er bekanntlich bei Ausschluß jeder Spur von Licht zu völlig normaler Entwicklung bis zur völligen Aufspannung, nur ist vielleicht die letzte Ausdifferenzierung der Basidiosporen bei Lichtmangel etwas gehemmt. So wurden auch die Regenerationsversuche zum größten Teil in absolut dunklen Räumen vorgenommen; bei anderen Versuchen im diffusen oder einseitig beleuchteten Raume konnte auch keine Beeinflussung des Regenerationsverlaufes wahrgenommen werden. — Zum Studium des Einflusses der Schwerkraft erwiesen sich die steilen Substrathügel mit dem Querschnitt eines spitzwinkligen Dreiecks in der Vogelschen Züchterei als sehr geeignet, bei denen vielfach von selbst durch ihr Gewicht Anlagen an Mycelsträngen senkrecht nach unten hingen oder experimentell leicht in diese Lage gebracht werden konnten. Ein Blick auf eine Gruppe jugendlicher Anlagen an den steilen Hügelrändern lehrt den richtenden Einfluß des negativen Geotropismus auf ihre Entwicklung. Alle sind mit ihrer Längsachse deutlich nach oben gerichtet. Nach dem Übergang in das Fruktifikationsstadium, wenn sie sich in vielfachen Verzweigungen

[1]) Nach Wieler wächst der Coprinusfruchtträger nicht mehr bei 3—5 mm Quecksilberdruck des Sauerstoffs.

zu dem Fruchtkörper zusammenlegen, müssen die Hyphen plötzlich negativ geotropisch reizbar werden. Anatomisch läßt sich allerdings in diesen ganz jugendlichen Anlagen ein fortwachsender Scheitel nicht feststellen, vielmehr scheinen die Hyphen ganz regellos durcheinander zu laufen. Einen solchen anzunehmen, fordert zumal das Verhalten sehr jugendlicher Anlagen bei Veränderung der Schwerkraftsrichtung: Aus einer größeren horizontal gerichteten Substratmenge wurden zahlreiche sehr jugendliche Anlagen herausgehoben und umgelegt. Die sich entwickelnden Fruchtkörper zeigten zur Zeit der ersten Andeutung der Hutanlagen, während der Mycelstrang seitlich ansaß, zwar wieder diese alle nach oben gerichtet, aber ihre Gestalt mit unregelmäßig verdickter Basis (Taf. X Fig. 10a u. b) bewies deutlich, daß nicht etwa in einer gänzlich richtungslosen Hyphenmenge an der oberen Seite sich der Hut differenziert hätte, sondern, daß der ursprüngliche obere Teil aufwärts gewachsen war. — Es stellt jedoch der negative Geotropismus kein wesentliches formatives Mittel der Ontogenese des Champignonfruchtkörpers dar, vielmehr kann sowohl die Anlage wie die Ausdifferenzierung des Hutes nach allen Richtungen unabhängig von der Schwerkraft an einer dem Substrat mehr oder weniger abgewandten Seite in normaler Weise erfolgen. Konnte dies auch so gut wie einwandsfrei aus den Beobachtungen am Champignon an den steilen Wänden der Champignonkulturen geschlossen werden, ebenso wie aus den sich im Freien an der Unterseite der Baumstämme völlig normal entwickelnden anderen Hutpilzen, wurde doch, zur Entscheidung dieser für das Verständnis der inneren Wechselbeziehungen nicht unwichtigen Frage, Kulturen von verschiedenen Coprinusarten an der wagerecht rotierenden Klinostatenachse vorgenommen. Es entwickelten sich an allen Seiten völlig normale wohl ausgebildete Hüte. — In einer anderen Versuchsreihe wurden infizierte Stücke Pferdemist auf dem Grunde eines Porzellannäpfchens befestigt und dieses umgekehrt unter einer tubulierten Glasglocke ziemlich dicht über einer Wasserfläche befestigt, deren Boden ein Spiegel bildete. Das von unten reflektierte Licht bewirkt, daß die Pilze mit Überwindung der Schwerkraft senkrecht abwärts wachsen. Auch sie waren völlig normal entwickelt und dokumentierten so gleichzeitig, daß auch nicht der größere Feuchtigkeitsgehalt des Nährbodens gegenüber der Luft etwa richtend auf die Ausbildung des Hutes einwirkt. — Der in sein Fruktifikationsstadium eingetretene Champignon vermag also seine Fruchtkörper unabhängig von den richtenden Einflüssen des Lichtes, der Schwerkraft und der Feuchtigkeitsunterschiede auszudifferenzieren, und dementsprechend sind in gleicher Weise die Regenerationsvorgänge von ihnen unabhängig. Dies erleichtert natürlich sehr, sowohl die Gesetze der normalen Formbildung, als die Regeneration zu studieren, da man so überhoben ist, diese sonst vielfach formbestimmenden Kräfte künstlich auszuschalten. — Die Einflüsse von Narkotikas und dergleichen auf den Regenerationsverlauf zu untersuchen, verbot sich naturgemäß.

Nicht alle sich unter günstigen äußeren Bedingungen ausbildenden Fruchtanlagen wachsen nun nach der Operation weiter, resp. erzeugen Regenerate, sondern sie sterben vielfach ab, auch wenn die Operation mit aller Vorsicht vollzogen wurde. Für das gute Gelingen der Versuche ist von großer Wichtigkeit, daß der Pilz einer kräftigen Rasse angehört. Die Champignonrassen der Kultur unterscheiden sich sehr mannigfaltig durch Dicke des Stieles und Hutes, Höhe, Farbe und Ring-

bildung. Gelang es auch bei allen untersuchten Rassen alle charakteristischen Erscheinungen zu erzielen, so doch bei weitem am leichtesten bei den kompakten Formen mit sehr dicker Stilbasis, bei denen die äußerlich sichtbare Ausdifferenzierung des Hutes erst bei ziemlicher Größe der jungen Fruchtanlage, bis 2 cm, erfolgt.

Weiter ist in Betracht zu ziehen, daß auch normalerweise sich lange nicht alle Anlagen zu reifen Fruchtkörpern entwickeln, sondern von den zahlreichen Anlagen, die alle durch das vegetative Mycel in Verbindung stehen, reifen nur wenige, sei es, daß sie in ihrer Struktur selbst oder durch ihre äußere Lage besonders begünstigt sind. Sehr klar treten solche Einflüsse bei einem mit Coprinus infizierten frei aufgehängten Pferdeapfel in Erscheinung. Auf allen Seiten werden etwa gleichviel Anlagen gebildet, doch entwickeln sie sich im allgemeinen weit schneller und besser, je weiter sie nach oben stehen. Ganz ähnlich wie die Knospenentwicklung bei Weidenstecklingen erscheint hier die Schwerkraft als die bestimmende Ursache, mag sie nun direkt oder indirekt wirken, wie etwa durch eine Hemmung infolge der stärkeren Krümmung der Anlage, die um so intensiver sind, je weiter sie nach unten zu liegen kommen. — Auch von den zahlreichen auf Coprinussclerotien sich entwickelnden Fruchtanlagen entwickeln sich immer nur sehr wenige weiter, während nach deren Entfernung, nach Brefeld, dann andere an ihre Stelle treten. In gleicher Weise werden im allgemeinen nur dann die operierten Anlagen weiter wachsen, wenn sie nicht in Konkurrenz mit unverletzten Anlagen zu treten haben. Es müssen deshalb die Fruchtkörperanlagen eines bestimmten Substratsbezirks alle operiert werden, oder bis auf die eine oder die wenigen operierten entfernt werden. So sind auch die Rassen resp. die Kulturen am geeignetsten, bei denen möglichst isolierte Fruchtkörper entstehen und die am ungeeignetsten, bei denen dicht gedrängte Anlagen von Fruchtkörpern sogen. Platten entstehen, bei denen die Operierung und Entfernung aller Anlagen sich oft als ganz unmöglich herausstellt.

Wie der Pilz durch Weiterentwicklung sonst nicht zur Entwicklung gekommener Anlagen einen Ersatz für die geschädigten Anlagen herbeizuführen, sich zu reproduzieren vermag, so kann diese Reproduktion auch durch Bildung von Neuanlagen zustande kommen. Während dies an den eigentlichen Mycelsträngen nur schwer festzustellen ist, wird es sehr deutlich, wenn die Neubildung an Teilen des geschädigten Fruchtkörpers selbst erfolgt. Durch die ausgezeichneten, zum Nachweis der Asexualität der Hutpilzfruchtform unternommenen Untersuchungen Brefelds ist eine starke Reproduktionsfähigkeit einiger Hutpilzarten (Coprinus) bekannt geworden[1]). Nach Abtrennung vom Substrate resp. Schädigung durch Lichtmangel vermögen alle Teile des Hutpilzes wie Stiel, Hut und Lamellen neue Fruchtkörperanlagen zu reproduzieren. In gewissen Fällen wird auch ein neuer Hut aus der Schnittfläche des Stielstumpfes mit einem relativ kurzen Stiel gebildet, doch dokumentiert sich das Regenerat durch die Hyphenhaare an der Basis als vollständige Fruchtkörperanlage, als typische Reproduktion. — An abgeschnittenen Champignonfruchtkörpern, jüngeren und älteren, habe ich solche vollständigen Neubildungen unter den mannigfachsten Bedingungen nie gesehen, doch bildet sich häufig an der Stielbasis ein oft ziemlich massiger weißer Hyphenfilz, von dem noch später zu reden sein wird, und

[1]) Bestätigt von van Tieghem Bull. soc. bot. d. Fr. 1876 XXIII und Gräntz Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Leipziger Dissertation 1898.

der häufig wie die ersten Anfänge solcher Anlagen aussieht. An den im Substrat gebliebenen Stümpfen entstehen dagegen an der Basis oft zahlreiche dicht gedrängte ganz typische Neuanlagen, die sich jedoch meist nicht zu wohlausgebildeten Exemplaren entwickeln. Dies ist dem Züchter wohl bekannt und, um diese für sie wertlosen Bildungen zu vermeiden, entfernen sie die Stümpfe meist sorgfältig. Auch auf der Schnittfläche jüngerer und älterer operierter Hüte können die ersten Anfänge solcher Neuanlagen entstehen, ohne daß ich je eine eigentliche Ausdifferenzierung gesehen hätte, jedoch wächst in diesen Fällen der operierte Hut nicht oder viel schlechter weiter. Hierin ebenso wie im Vergleich zwischen Coprinus und Champignon zeigt sich, daß ganz wie bei den höheren Pflanzen Regeneration und Reproduktion sich korrelativ hemmen, die eine findet nur bei der Unterdrückung der anderen in ausgedehntem Maße statt[1]).

Regeneration im Jugendzustand.

In dem jüngsten Stadium der Fruchtentwicklung scheint der Champignon einen operativen Eingriff nicht zu vertragen, hört mit Wachsen auf und fault bald ab, auch wenn alle Vorsichtsmaßregeln zur Anwendung gebracht wurden. Beobachtet wurde erst eine Weiterentwicklung dann, wenn sich eine deutliche Abgrenzung des späteren Huts gegen den Stiel durch eine leichte Einkerbung bemerkbar macht. Zu dieser Zeit hat sich schon die ringförmige Anlage der Hymenialschicht im Innern ausgebildet, ist allerdings nicht breiter als etwa 0,8 mm. Die Höhe des ganzen Fruchtkörpers beträgt je nach der Rasse 6 bis 10 mm, der Durchmesser nicht viel weniger. Nicht weiter wächst auch jetzt der Hut, wenn durch einen wagerechten Schnitt ein großer Teil des Hutes, also bis in die Nähe der Hymenialschicht, abgeschnitten wird, oder gar bei völliger Entfernung dieser Schicht. Wird nur ein geringes Stück des Hutes durch den Schnitt entfernt, so gleicht sich in ein paar Tagen die Stelle wieder völlig aus und bildet auch späterhin die normale faserige Hutoberhaut mit den für manche Rassen charakteristischen braunen Schuppen auf der Oberseite. In gleicher Weise wird die Wunde völlig mit Hyphen erfüllt und ausgeheilt, wenn durch einen senkrecht geführten Schnitt ein Teil des Hutes am Rande entfernt wird, ohne daß er bis zum Rand der Hymenialschicht gedrungen ist. — Wird die Hymenialschicht durchschnitten, wovon man sich durch Lupenbetrachtung überzeugen kann, bildet sich an der ganzen Wunde ein lockeres Hyphengewebe, das durch seinen Luftgehalt rein weiß erscheint. Soweit es feststellbar, sind in diesem jugendlichen Stadium alle inneren Gewebeteile des Champignons in gleicher Weise zu seiner Bildung befähigt. Trotz speziell darauf gerichteter Beobachtung konnte kein Unterschied weder in der Schnelligkeit noch in der Ausgiebigkeit seiner Produktion konstatiert werden. Nur die oberflächlich gelegenen Zellen sind, wie sich aus dem Verhalten bei oberflächlichen Verwundungen ergibt, hierzu weniger geeignet. Die Bildung des Wundgewebes setzt normalerweise nach 6 Stunden ein und hat seine Hauptausgestaltung nach 24 Stunden vollendet. In diesem „Wundgewebe“ verlaufen alle Neubildungen. Beim senkrechten Schnitt bis durch die Hymenialschicht ist auch das das Weiterwachsen des Hutes und der Lamellen vermittelnde

[1]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II p. 208 und Göbel, Allgemeine Regenerationsprobleme Flora 95. 1906.

Neubildungsgewebe am Hutrand, der „Vegetationsrand“ verletzt worden. In dem Wundgewebe differenziert sich nun in unmittelbarem Anschluß an den benachbarten unverletzten Vegetationsrand an beiden Seiten ein neues Stück Vegetationsrand aus. Diese wachsen dann gegen einander und verschmelzen so innig, daß man die Stelle der Verwundung später nur noch dadurch erkennen kann, daß sie im Wachstum etwas zurückbleibt, was sich durch eine kleine Einsenkung des Hutes an dieser Stelle zu erkennen gibt (Taf. X Fig. 9). Weiter ist sie aber auch meist dadurch zu erkennen, daß die durch den Schnitt verletzte junge Ringanlage sich nicht regeneriert und an der verletzten Stelle späterhin vollständig fehlt. Wird durch einen Ringschnitt der Vegetationsrand völlig oder zum größten Teil entfernt, stirbt der Pilz ab. — Die weitgehendsten Veränderungen und eigentümlichsten Regenerationserscheinungen treten auf, wenn durch einen senkrecht geführten Schnitt ein größerer Teil des Hutes nebst Hymenium entfernt wird. Ein einfaches Einschneiden führt meist nicht zum Ziel, da anders wie bei gespaltenen Wurzelspitzen nur eine Seite weiter zu wachsen pflegt, während die andere in diesem jugendlichen Stadium abstirbt, in Fäulnis gerät und die andere Seite dann ansteckt. Da der Pilz auch nur fortwächst, wenn mindestens die Hälfte des Hutes erhalten ist, empfiehlt es sich, das kleinere Stück durch einen wagerechten Schnitt ganz abzutrennen. Beide Hälften wachsen nur sehr selten weiter, anscheinend besonders dann, wenn der Schnitt nicht tief gegangen ist. Zwei solche Fälle stellt Fig. 1 und 2 Taf. VIII dar. Im Anfang bildet sich auch hier reichliches Wundgewebe, sodaß die Schnittspalte wie mit einem Flaum ausgekleidet erscheint. Wie sich aus den späteren Entwicklungsstadien ergibt, verwächst dieses Gewebe in der Mitte so vollständig, daß keine gegenseitige Abgrenzung mehr zu erkennen ist. Dem gegenüber muß aber betont werden, daß es trotz vielfacher und mannigfach variierter Versuche nicht gelang, das Wundgewebe an der Wundfläche zweier verschiedener Pilze zum Verwachsen zu bringen, sei es, indem abgetrennte Teilstücke aufeinandergepfropft wurden, sei es zweier benachbarter noch im Substrat haftender Pilze. Dennoch kann eine solche Verwachsung prinzipiell nicht als ausgeschlossen erscheinen. Wahrscheinlich ist nur der abgeschnittene Teil zu sehr geschädigt oder bei zwei im Substrat haftenden Anlagen bekommt die eine zu rasch das Übergewicht über die andere. Doch muß hervorgehoben werden, daß gerade beim Champignon im Gegensatz zu manchen anderen Hutpilzen auch in der Natur nur sehr selten Verwachsungen auftreten (vgl. Abschnitt Teratologische Fälle p. 143).

In die Oberflächenschicht des Hutes geht das Wundgewebe ohne merkliche Abgrenzung über. Auch bei der Weiterentwicklung läßt sich nicht entscheiden, was das ursprüngliche Hautgewebe und was bei der Regeneration entstanden ist, doch ist überhaupt das Hautgewebe des Champignonhutes nicht so deutlich, wie das anderer Pilze z. B. von *Russula* oder *Amanita*, abgesetzt und unterscheidet sich nur wenig von dem darunterliegenden Hutgewebe. Auch die Rinde des Stiels ist beim Champignon nicht wesentlich von dem Fleisch verschieden. Unter einigen lockeren oberflächlich verlaufenden Hyphen kommt eine Zone, gegenüber den das Stielfleisch bildenden, dichter verflochtene Schicht etwas feinerer Zellen, die sich auch dadurch auszeichnet, daß sie die Luft sehr energisch zurückhält. An den Stellen der Verwundung wird dieses Gewebe in ganz entsprechender Weise von dem Wundgewebe

neu gebildet und zeichnet sich durch enger verlaufende, die Luft energisch zurückhaltende Zellen aus. Nur die oberflächlich verlaufenden Hyphen sind etwas reichlicher als normal und stellen augenscheinlich die Reste des anfänglichen Wundgewebes dar. Während der Fruchtkörper weiter heranwächst, weichen die nicht verwachsenen Hutteile immer weiter auseinander. Das Wundgewebe ist an allen freiliegenden Teilen durch reichliche Verzweigung konsistenter geworden und bedeckt besonders den Teil, der der durchschnittenen Hymenialschicht zunächst lag. Während nun im unverletzten Teile des Hutes die Ausbildung der Lamellen erfolgt, vollzieht sich auf dem durch die Wunde freigelegten, anstoßenden Teil des Hutes eine eigentümliche Veränderung des Wundgewebes. Es verliert seine weiße Farbe und von der Lamellenseite ausgehend werden auf der anfänglich ebenen Wundfläche feine Erhebungen und Einbuchtungen sichtbar, die über einen größeren Teil der ursprünglichen Wunde fortschreiten und von der Anlagestelle aus immer größer werden. Schließlich, wenn in dem geschlossenen Teile des Hutes die Lamellen ausdifferenziert sind, ist ein wirres Netz dicht gedrängter Falten entstanden, die oft auf das Frappanteste an die Hymenialschicht eines Hydnum, Irpex oder auch einer Polyporee erinnern (Taf. VIII Fig. 1, 2, 3). Wie schon der äußere Anschein vermuten läßt, bestätigt die mikroskopische Untersuchung, daß hier eine neue Hymenialschicht entstanden ist, deren Elemente sich in nichts von der normalen Hymenialschicht der Lamellen unterscheiden. Auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche läßt sich ihre Bildung untersuchen. In dem anfänglich lockeren Geflecht des Wundgewebes mit relativ großen Hyphen werden die Verzweigungen dichter und die Auszweigungen feiner. Die hauptsächlichste Verzweigung vollzieht sich etwas unterhalb der die Oberfläche anfänglich einnehmenden Hyphen des Wundgeflechts. Die Auszweigungen werden dann breiter. Sie teilen sich in Zellen, die wenig länger als breit sind und dringen nunmehr an die Oberfläche empor. Dort angelangt, stellen sie das Wachstum bald ein, legen sich immer dichter aneinander und verhalten sich in ihrer weiteren Entwicklung wie die typischen Pallisadenzellen der jugendlichen Hymenialschicht. Nur noch hier und da sind sie von den etwas längeren Hyphen des ehemaligen Wundgewebes überragt. Während sie sich zu den Basidien umbilden, wird die anfänglich glatte Oberfläche gefaltet. In diese Erhebungen wachsen Zellen hinein, deren typischer Verlauf senkrecht zu der Oberfläche liegt und die sich weiterhin wie gewöhnliche Tramazellen verhalten; mit einem Wort, schließlich unterscheidet sich die Struktur dieser Falten in nichts von regelmäßig gebildeten Lamellen, außer etwa in einer anfänglich etwas größeren Unregelmäßigkeit in ihrer Dicke, die jedoch im weiteren Verlauf der Entwicklung bald ausgeglichen wird. Wie in diesen Fällen, bildet sich auch in all den vielen anderen zur Beobachtung gelangten Neubildungen der Hymenialschicht diese ausschließlich im Anschluß an eine schon vorhandene. Dies Ergebnis war nicht erwartet worden, da Ludwig[1]) zur Erklärung von den in der Natur beobachteten teratologischen Fällen, bei denen sich das Hymenium auf der Oberseite in nicht erkennbarem Zusammenhang mit dem alten Hymenium gebildet hatte, annahm, daß sich dasselbe bei allen Agaricinen an beliebiger Stelle des durch irgend welche

[1]) Ludwig: Über teratologische durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtkörpern der Hutpilze. Botan. Centralbl. Bd. XII, 1882.

äußere Umstände frei gelegten Hutfleisches bilden könne. Bei allen auf die verschiedenste Art angestellten Versuchen gelang es niemals weder auf dem Hut noch auf dem Stiel Hymenialbildungen hervorzurufen, wenn nicht eine, wenn auch nur minimale Verbindung zum normalen Hymenium bestand. So lag es nahe anzunehmen, daß vielleicht von der alten Hymenialschicht aus Hyphen herübergewachsen wären, von denen die das neue Hymenium bildenden Hyphen sich ableiten ließen. Manche Bilder ließen nun wohl Hyphen erkennen, besonders dann, wenn sie durch einen sich schärfer mit Farbstoff färbenden Inhalt oder durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen sich vor den übrigen auszeichneten, die durch ihre Wachstumsrichtung zeigten, daß sie direkt aus der benachbarten Hymenialschicht in das Wundgewebe hineingewachsen seien. Dennoch konnte keine sichere Entscheidung getroffen werden, ob wirklich das neugebildete Hymenium in genetischem Zusammenhang mit dem alten stände, trotz vielfacher mit den Hilfsmitteln der Mikrotomtechnik vorgenommenen Untersuchungen.

So konstant für das neue Hymenium der Anschluß an das alte ist, so gleichgiltig erscheint für die Neubildung seine Lage sowohl im Raum wie inbezug auf die Hutfläche. Weder in der Schnelligkeit noch in der Ausgiebigkeit der Hymenialregeneration läßt sich ein Unterschied erkennen, ob es sich unten, oben oder an der Seite entwickelt. So ist seine Bildung auch nicht auf die nach dem Hutrande zugewendete Seite des Hymeniums beschränkt, sondern kann sich auch innerhalb des normalen Hymeniums nach der Stielseite zu entwickeln. Es geschieht z. B. öfters, daß nach Verletzung durch ungleichmäßiges Wachstum im Innern der Hut platzt, und sich dann dort in ganz ähnlicher Weise ein neues Hymenium bildet (siehe Taf. VIII Fig. 4). Ein gewisser Unterschied macht sich erst im weiteren Verlauf der Entwicklung geltend. Aus dem Vergleich vieler Fälle konnte das Ergebnis abgeleitet werden, daß die Lage für die weitere Wachstumsintensität nicht ohne Einfluß bleibt. Die dem Boden zugekehrten Seiten wachsen oft am weitesten und stehen in ihrer Höhe den normal gebildeten Lamellen nicht nach. Niedriger sind schon die an senkrechten Wundflächen wachsenden, während die nach oben gekehrten am niedrigsten bleiben.

Die regenerierte Hymenialfläche bietet einen höchst eigentümlichen Anblick. Nichts scheint auf die normale Ausbildung der radialen parallel gestellten Lamellen hinzuweisen. In anscheinend regellosem Verlauf wechseln an die Hymenialschicht von *Sparassis* erinnernde blattartige Bildungen mit grubigen oder röhrigen an typische Polyporeenarten erinnernde Vertiefungen miteinander ab. Man glaubt irgend welchen bei der Regeneration zutage tretenden schlummernden Bildungspotenzen gegenüber zu stehen, vielleicht Rückschlagserscheinungen, die den Bildungsgesetzen einer phylogenetisch früheren Art gehorchen. — Dennoch glaube ich durch systematische Zählungen und Messungen ein alle diese Bildungen beherrschendes regelmäßiges Prinzip aufgefunden zu haben. Es stellte sich nämlich heraus, daß einmal die Breite der Erhebungen bei ihrer Anlage in ganz bestimmten meßbaren eng begrenzten Werten liegen und daß weiter auf einer bestimmten Flächeneinheit eine gleich große Anzahl von Organen sich erhebt. — Die Breite der Anlagen konnte auf 0,07—0,10 mm festgestellt werden (Taf. XI Fig. 4, 5, 7). Bei dem ersten Beginn der Hervorwölbung ist diese Größe allerdings nicht ganz

regelmäßig, vielmehr sind die ersten sichtbaren Falten öfters etwas breiter, dann verschmälern sie sich beim Weiterwachsen sehr schnell, oder es tritt sehr bald eine Spaltung in zwei Anlagen auf. Schmäler sind sie jedoch niemals. Schwieriger gestaltete sich das Problem für die Zahl der Anlagen ein einwandsfreies Maß zu finden, da sie hier mehr in Stacheln, dort in verschlungenen Linien auftreten. Die übersichtlichsten Zahlen ergaben die Zählungen der Erhebungen auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche, die in allen möglichen Richtungen ausgeführt wurden. Als Durchschnitt der mehr stachligen Erhebungen kann auf 1 mm 8 Anlagen angenommen werden, während sie in dem mehr wurmförmigen Teile bis auf 11 steigt. So ist es jedoch nur in den ersten Bildungsstadien. Späterhin, während die Insertionsfläche weiter wächst, rücken die Anlagen auseinander, es verbreitert sich ihre Basis, sie schließen sich bogig an die Nachbarerhebungen an und es sind jetzt weniger Anlagen in einer Richtung (Taf. XI Fig. 7).

Nachdem so eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anlagegröße und der Verteilung festgestellt war, wurde weiter versucht, eine Vorstellung über die Entstehungsursache der verschiedenen allerdings stets ineinander übergehenden Formen zu gewinnen, über die Bedingungen, die eine mehr stachlige, röhrige oder lamellenartige regenerierende Hymenialschicht entstehen lassen. Die Vermutung, daß etwa hierfür die Richtung der Anlage im Raum oder gegen den Hutkörper von Bedeutung sei, bestätigte sich nicht, dagegen konnte eine andere Parallele aufgefunden werden. Es zeigte sich nämlich, daß im allgemeinen, je mehr die Bildung gleichzeitig über die ganze Wundfläche in Erscheinung tritt, dabei eine mehr stachlige Ausbildung erfolgt (Taf. XI Fig. 4); je langsamer die Bildung von statten geht, d. h. auf der Wundfläche in der Nähe der alten Hymenialschicht schon deutliche Neubildungen zu sehen waren, während auf der übrigen Wundfläche noch keine Erhebungen hervortraten, desto mehr eine netzartige Bildung sich ausdifferenzierte (Taf. XI Fig. 5 unten). Dem entsprechend sind auch zumeist die Regenerate an der dem alten Hymenium zugekehrten Seite stachliger (Fig. 4 unten), während die entfernter gelegenen mehr wurm- und netzförmige Struktur bekommen (Fig. 4 oben). An den Stellen, wo das regenerierende Hymenium im unmittelbaren Fortsatz von quergeschnittenen Lamellen gebildet wird, tritt es stets in netzförmiger Struktur auf. Hier verläuft aber auch die Bildung stets deutlich hintereinander von den Lamellen an beginnend, die so schließlich lückenlos in das regenerierende netzförmige Hymenium übergehen.

Aus diesen tatsächlichen Befunden über Größe und Formen der regenerierenden Hymenialbildung kann gefolgert werden, daß die bei dem ersten Eindruck so regellosen Bildungen irgend welchen ganz bestimmten Wachstumsgesetzen unterworfen sein müssen. Wir werden nun ohne weiteres dazu geführt, sie mit den den normalen Bildungsgang der Lamellen beherrschenden zu vergleichen, wenn wir die Neubildung des Hutvegetationsrandes mit seinen Lamellen aus dem regenerierenden Hymenium verfolgen. Hat sich das neugebildete Hymenium über den größten Teil der Wunde verbreitet, beginnen zumeist an einer dem Hutrand zunächst gelegenen Stelle die Erhebungen mehr oder weniger ihre netzartige Anordnung zu verlieren und sich in parallelen Reihen neben einander anzuordnen (Taf. XI Fig. 5 oben). Gleichzeitig sieht es aus, als würden sie in das Hutfleisch etwas einge-

senkt (Taf. VIII Fig. 3). Dies rührt daher, daß sich hier Hyphen der Hutfläche in der der Lamellenrichtung entsprechenden parallelen Anordnung über den Endpunkt der Lamellen hervorwölben. So hat sich hier bald eine scharfe Schneide gebildet, ein neuer Vegetationsrand, der nunmehr selbständig fortwächst und sich von einem normalen Hutrand nur durch das Fehlen des Schleiers unterscheidet. Die Breite der Anlagen ist jetzt fast regelmäßig 0,75 mm und auf 1 mm kommen etwa zwölf Anlagen. Untersuchen wir den Vegetationsrand eines normalen Hutes, finden wir die gleichen Werte (vgl. p. 137). In der Tat unterscheiden sich die von jetzt an entstehenden Lamellen in nichts, weder in Größe, noch Anordnung von denen des normalen Hutes, sie gehen aber andererseits lückenlos nach rückwärts in die netzförmigen Erhebungen des Regenerats über. — Dieser neugebildete Vegetationsrand kann das Wachstum des Hutes öfters ganz erheblich fortsetzen, sodaß, wie z. B. auf Taf. VIII Fig. 2 zu sehen, sich der eine über den anderen Teil des Hutes fortwölbt und in ähnlicher Weise kann es bei sehr jung operierten Exemplaren bis fast zu einem Verschluß der Wunde kommen.

Die bei der Regeneration des Hymeniums jugendlicher Fruchtkörper auftretenden Hymenium tragenden Organe sind also nahezu gleich in der Größe ihrer Anlage in Übereinstimmung mit der Größe normal entstehender Lamellenanlagen, aber verschieden, wenn auch in engen Grenzen, in der Zahl der Anlagen auf einer bestimmten Größe der regenerierenden Wundfläche. Während auf dem neugebildeten Vegetationsrand die Anlagen in direkter Berührung stehen, ebenso wie beim normalen Vegetationsrand (Taf. XI Fig. 8 und 9), brauchen sich die anfänglich gleichzeitig auf der Wundfläche entstehenden Erhebungen in keinem Stadium der Entwicklung zu berühren. Dennoch besteht auch in ihrer Anordnung eine gewisse Regelmäßigkeit: immer ist der Zwischenraum zwischen den Anlagen kleiner, als die Neubildung bei der Anlage erfordern würde. Je mehr dann die Anlagen in Leistenform übergehen, d. h., wie wir sahen, succedan entstehen, desto größer wird die Anzahl der Anlagen auf der Einheit, desto geringer werden die Zwischenräume ohne Erhebung, bis schließlich am neugebildeten Vegetationsrand die regenerierenden Lamellen sich lückenlos berühren und sich so völlig mit dem Verhalten der normalen decken. — Diese Unterschiede der Bildung lassen sich nun ungezwungen aus rein mechanischen Gründen erklären. Wie der Augenschein lehrt, sind an und für sich alle Punkte des sich zu einer Hymenialfläche regenerierenden Wundgewebes gleich befähigt, Mittelpunkte von Erhebungen zu werden. In dem auf der völlig gleichartigen Hymenialfläche ganz regellos dieser oder jener es wird, wie es irgend welche geringe Zufälligkeiten mit sich bringen, muß er gleichzeitig allen übrigen Punkten in der Gesamtausdehnung der Anlage die Fähigkeit nehmen, zu Anlagezentren zu werden. Ein benachbarter aber nicht mehr in dem Geltungsbereich der Anlage liegender Punkt mag sich nun gleichzeitig zum Zentrum einer Anlage umbilden. Für die weitere Entwicklung gibt es nun folgende Möglichkeiten: Die Geltungsbereiche können sich berühren, dann stoßen die sich entwickelnden Anlagen aneinander, die Geltungsbereiche stoßen nicht aneinander, und der Raum zwischen ihnen ist für eine neue Anlage zu klein, dann entsteht eine Lücke ohne Erhebung oder aber der Raum ist so groß oder größer resp. der Raum wächst in dem bildungsfähigen Zustand des Gewebes bis zu dieser Größe heran, dann wird eine neue und

zwar in letzterem Fall eine die beiden früher entstandenen berührende Anlage gebildet werden. So kann es auch, wenn auch immerhin in selteneren Fällen vorkommen, daß zwei Anlagezentren entstehen, die sich an der Grenze ihres Geltungsbereichs schneiden, dann werden die anormal breiten Anlagen gebildet, die sich dann aber auch immer sehr schnell in zwei spalten (Taf. XI Fig. 7). Am Vegetationsrand spielt sich die Neubildung ganz anders ab. Hier bei der Succedanbildung werden auf der fortwachsenden sich vergrößernden Hymenialfläche die Anlagen auseinandergezogen. Sowie hier in der Embryonalzone des Randes ein genügender Platz für die Entstehung einer neuen Anlage vorhanden ist, entsteht sie, indem sich der in der Mitte zwischen zwei Anlagen liegende Punkt als Zentrum der neuen Anlage hervorwölbt. So kommt es, daß dann hier die jungen Anlagen fast lückenlos aneinanderstoßen. Da wir weiterhin feststellen konnten, daß je mehr das regenerierende Hymenium in den wurm- und netzförmigen Bau übergeht, um so mehr succedan die Bildung erfolgt, so ist verständlich, daß hier die Anlagen durchschnittlich immer dichter nebeneinander stehen müssen, oder mit anderen Worten: eine immer größere Zahl auf der gleichen Einheit gebildet werden. — Überlegungen ähnlicher Art machen nun aber auch die Form der absonderlichen zahnförmigen und später netzförmigen Erhebungen des Hymeniums verständlich. — Die normal bei der Entwicklung des Champignons entstehenden Hymenialerhebungen haben die morphologisch gegebene Eigenschaft auf dem fortwachsenden Vegetationsrand an der Basis gleichmäßig fortzuwachsen und jede bei der Vergrößerung am Vegetationsrand neu entstehende Anlage ist mit der gleichen Eigenschaft ausgestattet. Auf diese Weise kommt der radiale Bau der Lamellen zustande. Die bei der Regeneration auf einer Fläche simultan entstehenden Neuanlagen vermögen, da sie ja am Rande nicht weiter fortwachsen können, diese morphologische Eigenschaft nicht zur Geltung zu bringen, sie behalten die Form, in der sie angelegt wurden bei, sie erheben sich zu stachligen Fortsätzen. Je mehr die Bildung langsam über die Fläche fortschreitet, kann die den Hymenialerhebungen des Champignons inhärente Eigenschaft in zusammenhängenden Leisten fortzuwachsen zum Ausdruck kommen, aber es geschieht mehr oder weniger richtungslos es entstehen Gruben und Netze und erst wenn eine neue in einer bestimmten Richtung fortwachsende typisch embryonale Zone, ein neuer Vegetationsrand gebildet ist, wachsen sie in gleicher Weise gradlinig fort, wie das im normalen Entwicklungsgang gebildete Hymenium, und wie dort werden neue Lamellen zwischen ihnen lückenlos angelegt.

Älteres Entwicklungsstadium.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Folgen der Verwundung beim jugendlichen Champignon und dem im älteren Stadium der Entwicklung zeigt sich in der Bildung des Wundgewebes. Ist die innere Differenzierung des Fruchtkörpers weiter fortgeschritten oder fast vollendet, so nimmt die verletzte Stelle noch ein mehr oder weniger mattweißes Aussehen an, herrührend von Hyphen, die eine kürzere Strecke über die Wundfläche hinausgewachsen sind, sich auch noch ein wenig verzweigen und in einander wachsen. Ist der Fruchtkörper vollendet, ohne daß noch eine Streckung stattgefunden hätte, oder ist er gar in das Streckungs-

stadium eingetreten, so treiben die durch den Schnitt freigelegten Zellen nur noch wenige Fortsätze und sterben, oft unter Verfärbung, ab. Es machen sich hierbei noch insofern Unterschiede geltend, als die der Hutoberfläche näher liegenden Gewebe, ebenso wie die Zellen des Stieles, etwas früher dieses Stadium erreichen wie das Gewebe des inneren Hutkörpers, während das Gewebe der Trama anscheinend am längsten Austreibungen an der Wundfläche zeigt. — Die charakteristische Färbung der Hyphen der Hutoberfläche nehmen nur die der Oberfläche naheliegenden Zellen an und auch nur dann, wenn der Hut bei der Verwundung noch nicht völlig ausdifferenziert ist, wie sich dies auf Tafel IX Fig. 1 ganz gut erkennen läßt.

Auch am Stiel sterben nach Verwundung die äußersten Hyphen oft ab, ohne daß die darunter liegenden Hyphen der neuen Randpartie durch ihre Größe sich merklich von dem übrigen Stielfleisch unterscheiden ließen.

Die Regenerationserscheinungen des Hymeniums bei der Verletzung des noch nicht völlig ausdifferenzierten Hutkörpers sind erheblich geringer als an dem oben geschilderten jugendlichen Stadium. Bei einem Radialschnitt bildet sich auch hier auf der Wundfläche des Hutes aus dem schwachen Wundgewebe von den alten Lamellen ausgehend eine Hymenialschicht heraus, auf der langsam Erhebungen und Faltungen entstehen, die in ihrem Verlauf den oben geschilderten ähneln. Dennoch besteht ein wesentlicher Unterschied. Einmal werden nie isolierte Erhebungen gebildet, sondern stets leistenförmige, netzförmige, wurmförmige und typisch lamellenartige (Taf. XI Fig. 6). Ferner entstehen sie in relativ großen Abständen von einander und berühren sich meist weder bei der Entstehung noch später, aber ganz wie es bei den jugendlichen Regeneraten festgestellt wurde, sind ihre Abstände ziemlich regelmäßig und zwar entstehen 3—4 Erhebungen auf 1 mm. Sie werden enger aneinander gebildet, je weiter sie dem Hutrand zunächst auf der Wunde gebildet werden und wachsen an diesen Stellen im allgemeinen auch weiter in die Höhe als mehr nach der Mitte des Hutes zu, wo sie oft sehr niedrig bleiben. In der Nähe des Hutrandes kann es auch noch oft dicht unter der Hutoberfläche zu einer Art Neubildung des Vegetationsrandes kommen. Sehr eigentümliche Bilder entstehen, wenn die Bildung der Erhebungen und Faltungen nicht auf das neu gebildete Hymenium des eigentlichen Wundrandes des Hutes beschränkt bleibt, sondern wie es häufig der Fall, auf die durch den Schnitt freigelegte Seite der der Wunde zunächst liegenden Lamelle übergeht (Taf. VIII Fig. 5). Eine solche Lamelle kann ein Netzwerk bis zu einer Höhe von 5 mm tragen, oder auch mit typisch lamellenartigen Erhebungen bedeckt sein, die in diesem Falle stets senkrecht zur Längsachse der Lamellen stehen.

Wird ein völlig ausdifferenzierter aber noch nicht gestreckter Hut getroffen, kann auch noch auf der Schnittfläche Hymenialgewebe regeneriert werden, wenn dies auch zumeist nicht mehr der Fall ist. Das Bild weist auch hier Unterschiede zu den beiden vorhergehenden Fällen auf (Taf. X Fig. 1). Einmal sind die Abstände der Erhebungen noch erheblich größer; auf 1 mm kommen nicht viel mehr wie eine Anlage, dann aber tritt deutlich eine noch bestimmtere Gestalt der Erhebungen auf, sie erscheinen von Anfang an lamellenartig, in ihrer Richtung bestimmt senkrecht auf die alten Lamellen zu gehen; nur auf dem dem Hutrande zunächst gelegenen Teil haben sie ein noch mehr netzförmiges Aussehen. Sehr oft

gehen auch hier die Lamellenerhebungen, auf die freigelegte Seite der alten Lamellen etwas über. Als ein besonders charakteristischer Fall mag an dieser Stelle auf ein in der Natur beobachtetes Exemplar von *Clitocybe infundibuliformis* (Taf. XIII Fig. 6) hingewiesen werden, der augenscheinlich auch einer Verletzung seine Entstehung verdankt (Fig. 7); hier gehen deutlich die Lamellen senkrecht bis nach unten auf die alten Lamellen herunter. — Auch bei Tangentialschnitten können, wenn auch im schwächeren Maße auf der Schnittfläche des Hutes Hymenialregenerationen vorkommen. Bei ausdifferenzierten Stadien beschränkten sich diese ausschließlich auf die dicht über der Trama gelegene Zone. Die wenigen hier entstehenden Erhebungen gehen stets senkrecht von oben nach unten (Taf. XI Fig. 2). Alle diese im späteren Stadium der Hutentwicklung regenerierenden Lamellen zeichnen sich auch dadurch aus, daß sie sehr schnell in die Breite wachsen, öfters schon, wenn sie erst sehr wenig in die Höhe gewachsen sind, so daß es dann schwer zu sagen ist, ob sie nicht schon bei ihrer Anlage eine größere Breite besitzen. Doch übersteigt auch dann ihre Breite niemals die der Basis der ausgewachsenen normalen Lamellen, welche etwa 0,25 mm dick werden. — Die Bildung des Hymeniums auf der Wundfläche läßt sich im späteren Stadium der Fruchtkörperentwicklung viel leichter verfolgen wie im jugendlichen, da ja im allgemeinen das Wundgewebe viel schwächer entwickelt ist. Hier sind es zweifellos die das normale Hymenium bildenden Hyphen, welche ihre Auszweigungen auf die Wundfläche entsenden und das neue Hymenium bilden. Sie sind meist sehr leicht zu unterscheiden durch ihre größere Breite und zahlreichen Querwände, die den Zellen eine fast isodiametrische Form geben, dadurch, daß sie öfters an den Querwänden und in der Zellmitte etwas eingebogen sind, wodurch auch hantelförmige Formen entstehen, und dadurch daß sie reichliche Verzweigungen besitzen (Taf. X Fig. 2). Diese legen sich schließlich zu der Pallisadenschicht des Hymeniums zusammen.

Die Lamellen selbst scheinen nicht eigentlich regenerationsfähig zu sein. Wenn bei Tangentialschnitten durch den Hut die Lamellen quer geschnitten werden, dehnt sich das Pallisadengewebe durch Wachstum weiter aus als die durchschnittene Trama. Dadurch krümmt es sich bald über diese zusammen, so daß eine Art Wundverschluß zustande kommt, doch wächst von nun an die Lamelle nicht mehr an der Spitze weiter. Wird durch Horizontaleinschnitte hingegen die untere Schneide abgeschnitten, krümmt sich zwar auch die Pallisadenschicht nach innen, doch wurden verschiedentlich Bilder gesehen, die eine Neubildung der Hymenialelemente wie eine Neubildung der Schneide mit ziemlicher Sicherheit erkennen ließen.

Die Folgen der Verletzung des Champignon-Fruchtträgers zeigen sich außer in den geschilderten Neubildungen in einer von der normalen abweichenden Wachstumsintensität der einzelnen Teile. Bei ihrer Untersuchung hat man scharf zwischen den Veränderungen während der eigentlichen Wachstumsperiode zu unterscheiden, in der hauptsächlich die Neubildung der Hyphen erfolgt und den Erscheinungen während der Streckungsperiode. Die bei einem Medianschnitt durch den noch in der eigentlichen Wachstumsperiode begriffenen Hut durch den Schnitt freigelegten Lamellen werden im Wachstum gegenüber den andern erheblich gefördert. Da der Hut nicht entsprechend in radialer Richtung wächst, biegen sie sich hin und her und krümmen sich über die Schnittflächen

hinaus, oft so weit, daß sie schließlich senkrecht nach oben gestellt sind (Taf. VIII Fig. 3). So verhalten sich die dem Schnitt zunächst liegenden 3—4 Lamellen, während bei den weiter nach innen gelegenen Lamellen die Erscheinung allmählich ausklingt. Auch ein in der eigentlichen Wachstumsperiode median geschnittener Hut zeigt an der der Wunde zunächst gelegenen Seite eine größere Wachstumsintensität. Während aber normalerweise seine Wachstumsrichtung vom Hutrand her in radialer Richtung fortgeht, findet das Wachstum am Hutrand an der der Wunde benachbarten Partie hauptsächlich in tangentialer Richtung statt. In dem sich so viel stärker wie an der nicht verletzten Seite ausdehnenden Hutrand werden in gleicher Regelmäßigkeit wie am normal wachsenden Hutrand neue Lamellen eingelagert, und da der Hut in radialer Richtung nicht stärker wächst, werden die Wundränder immer weiter und weiter zusammengeführt. In den Fällen, in denen ein neues Hymenium an der Schnittfläche gebildet wurde (Taf. VIII Fig. 3), wächst auch das der Wunde zunächst liegende Stück des Hutes normal radial fort. Wird eine neue Hymenialschicht nicht gebildet, wird das Wachstum in radialer Richtung direkt an der Wunde späterhin gehemmt, so daß dann die Huträuder im Halbbogen nach innen zu verlaufen (Taf. IX Fig. 1 und 2). In beiden Fällen nähert sich das Regenerat der schirmartigen Gestalt des Hutes.

Daß dies aber in der Tat durch die gesteigerte Wachstumsintensität des Hutrandes in tangentialer Richtung nach Loslösung aus dem normalen Zusammenhang hervorgerufen wird, zeigt der eigentümlich schnabelartige Auswuchs, der entstand, als durch einen tangential in den Hut geführten Einschnitt eine Anzahl Lamellen in der Nähe des Stieles losgetrennt wurden (Taf. IX Fig. 3 und 4). Der losgetrennte Teil ist sehr stark in tangentialer Richtung gewachsen, so daß er sich hat vorwölben müssen. Aber auch die der Wunde zunächst gelegenen Teile des Hutes sind mehr in tangentialer Richtung gewachsen, an einandergestoßen und mit einander verschmolzen. Auf ein stärkeres tangentiales Wachstum der vom Hut losgelösten Teile weist auch der schnabelartige Auswuchs auf der Oberseite des Hutes hin, während das Bild der Lamellen den Eindruck macht, als hätte sich ein neues Zentrum gebildet, von dem die Lamellen ausstrahlen. In ähnlicher Weise ist der Tafel XI Fig. 3 abgebildete Fall entstanden, nur hat sich hier bei einem im jüngeren Stadium erfolgten Einschnitt nach oben zu ein neuer Vegetationsrand gebildet.

Der Stiel verheilt, wie wir sahen, nur in sehr jugendlichem Zustand der Verletzung völlig und rundet sich dann auch mehr oder weniger ab. Es wurden auch einige Fälle beobachtet, in denen nach Einschneiden in den Hut im jugendlichen Stadium durch unregelmäßiges Wachstum Teile des Stieles abgeplatzt, aber mit dem Hute in organischer Verbindung geblieben waren. Dann hatte sich das abgeplatzte Stück manchmal völlig abgerundet und zeigte auch auf dem Querschnitt immer deutlich die normale Struktur des Markes. Späterhin bleibt der Stiel immer an der Stelle der Verwundung flach (Taf. VIII Fig. 3) und in einem noch späteren Stadium ist das Wachstum an der verwundeten Seite völlig sistiert und so kommt es, daß die fortwachsende Rinde sich über den Wundrand hinüberwölbt.

Streckungsstadium.

Während, wie wir sahen, nach Eintritt in das Streckungsstadium der Champignon zu einer eigentlichen Regeneration nicht mehr befähigt ist, zeigen doch die Wundflächen einige charakteristische Veränderungen. Die durch einen Tangentialschnitt durch den Hut in nicht zu weiter Entfernung vom Stiel durchschnittenen Lamellen sind nach dem Aufspannen an der Schneide länger gewachsen wie an der Basis und der Mittelzone, so daß die Schneide mit einer über die Wundfläche hervorragenden Spitze endigt (Taf. X Fig. 4). Je weiter nach dem Hutrande der Schnitt geführt wird, desto weiter nach oben setzt sich das stärkere Wachstum gegenüber der Basis fort, desto weniger ausgebuchtet wird die Schnittfläche. Wird schließlich nur die Randpartie des Hutes abgeschnitten, bleibt die Schneide erheblich im Wachstum zurück, während an der Basis das Hauptwachstum stattfindet, so daß dann die Schneide bogig nach oben endet (Taf. X Fig. 3). Die durch einen Medianschnitt freigelegten Lamellen sind auch hier an der Wundfläche schräg von ihrer vertikalen Lage abgelenkt. Dies kommt aber hier so zustande, daß sich der unmittelbar über den Lamellen gelegene Teil des Hutfleisches stärker nach der Wundfläche zu vorwölbt, wie der weiter entfernte, so daß er am Rande etwas bogig in die Höhe gezogen wird.

Die durch einen Medianschnitt freigelegte Fläche des Hutfleisches wölbt sich an den einzelnen Stellen ganz verschiedenartig vor. Gar keine oder eine sehr schwache Vorwölbung findet in der Nähe des Stieles und unter der Oberhaut bis zum Hutrand hin statt. Sie wird immer stärker, einerseits, wenn man vom Stiel zum Hutrande, andererseits, wenn man von der Oberfläche des Hutes bis zur Insertionsstelle der Lamelle fortschreitet, so daß die stärkste Vorwölbung vom Hutrand an ziemlich plötzlich dicht in seiner Nähe stattfindet und im extremen Falle bis 1 cm höher reichen kann. — Die Veränderungen der Wundfläche auf Tangentialschnitten entsprechen den geschilderten vollständig. Je weiter der Schnitt nach dem Hutrande zu geführt wird, desto mehr wächst der den Lamellen zunächst liegende Teil gegenüber dem der Hutoberseite zunächst gelegenen hervor. — Diese verschiedenartige Wachstumsintensität der einzelnen Teile der Wundfläche bewirkt, daß sie immer mehr nach den Lamellen zu verflacht, je weiter sie von der Hutmitte entfernt ist. So richtet sich die anfangs senkrechte Wunde in eine horizontale auf, am stärksten am Rande, wenig oder gar nicht in unmittelbarer Nähe des Stieles. In der Nähe des Hutrandes kann dann die Verflachung so weit gehen, daß von der Seite her gesehen es den Anschein hat, als säßen die Lamellen einem ganz dünnen Hutfleisch auf.

Die geschilderten Veränderungen lassen sich ohne weiteres in Parallele setzen zu der wichtigsten Veränderung in der Streckungsperiode, der Aufspannung des Hutes. Die Teile des Hutes, welche an der Schnittfläche am weitesten sich hervorwölbten, sind dieselben, welche sich bei der Aufrichtung des Hutes am weitesten ausdehnen müssen. Die Unterseite des Hutes dehnt sich stärker wie die Oberseite, wächst schneller am Rande wie nach dem Stiel zu. Die Lamellen wachsen nach der Mitte zu mehr an der Schneide wie an der Basis, während am Hutrande eine starke basale Radiärdehnung erfolgt. Daß sich im äußeren Teil des Hutes eine das normale Maß bei weitem übersteigende Hervorwölbung einzelner

Partien des Hutfleisches ergab, wird sicherlich zum größten Teil in der Aufhebung des mechanischen Widerstandes zu suchen sein, doch mögen auch gewisse andere indirekte Gewebekorrelationen mitspielen. — Mechanische Ursachen liegen auch sicherlich vor, wenn bei Medianschnitten durch den Hut nach der Aufspannung die beiden Wundflächen nicht mehr in einer Geraden liegen, sondern in einem stumpfen Winkel zusammen neigen, auch hier hat sich, das normale Maß übersteigend, der Hut tangential gedehnt, da der Widerstand der übrigen Gewebeteile fehlte (Taf. X Fig. 2).

Da sich aus diesem Verhalten eine gewisse Selbständigkeit der einzelnen Teile im Übergang zur Streckungsperiode ergab, wurde weiterhin untersucht, ob und inwieweit die einzelnen Teile sich völlig selbständig zu dehnen imstande sind. Bei völliger Entfernung des ganzen Hutrandes, ebenso bei Entfernung des mittleren Teiles des Hutes durch einen Horizontalschnitt spannte sich der übrige Hut normal auf. Im letzteren Falle wurde der Rand schließlich sehr weit in die Höhe gehoben, augenscheinlich, weil der Widerstand des oberen Hutfleisches fehlte. Der Hut spannt sich auch noch etwas auf, wenn auch nicht vollkommen, wenn durch zwei parallel geführte seitliche Einschnitte der Rand des Hutes und die Gesamtheit der Lamellen entfernt ist. — Nicht spannt sich der Hutrest auf, wenn die durch zwei parallele tangentiale Einschnitte abgetrennte Hutlamelle sehr dünn ist, oder auch wenn ein sehr großer Teil der Hutoberfläche entfernt ist, während in beiden Fällen noch in gewohnter Weise an der Wundfläche die Hervorwölbungen auftreten. Es ist ganz als ob die für die Hutaufspannung notwendige Ausdehnung ausschließlich nach der durch den Gewebedruck nicht gehemmten Seite hin erfolgt sei. Möglicherweise ist auch nur die Schädigung der Gewebe durch die Nähe der Wunde eine zu große. Wurde nämlich nur eine Seite des Hutes durch einen Horizontalschnitt entfernt, nur soweit, daß er sich noch normal aufspannen konnte, ist immer die verwundete Seite in ihrem Wachstum gegenüber der unverletzten gehemmt. — Die Streckung des Stieles, die am ausgiebigsten oberhalb des Ringes stattfindet, scheint ziemlich unabhängig von einer Verwundung des Hutes und zumal der Anwesenheit des Hymeniums zu sein. Wird jedoch der Hut ganz entfernt, streckt sich der Stiel nur noch zuweilen. —

Dennoch bestehen zwischen der Größenzunahme des Hutes und des Stieles gewisse Beziehungen. Es kommt manchmal bei den Pilzkulturen an den Wänden steiler Beete vor, daß die Hutanlagen, etwa in einer kleinen Einsenkung der die Wände bedeckenden Erde, so dicht am Substrat angelegt werden, daß sie bei ihrer Weiterentwicklung ganz in die Erde und auch die darunter liegende Mistschicht hineinwachsen. In allen diesen zur Beobachtung gelangten Fällen war nun der Stiel exzeptionell lang ausgebildet, während der im übrigen wohl ausgebildete Hut augenscheinlich große Kräfte für seine Aufspannung hatte gebrauchen müssen und hierdurch etwas in seiner Streckung gehemmt war. Meine Vermutung, daß beide Erscheinungen im Zusammenhang ständen, bestätigte das Experiment. Wurden am Ende ihrer Ausdifferenzierung befindliche Hüte durch Klemmschrauben am Wachstum gehindert, wuchsen die Stiele unverhältnismäßig in die Länge (Taf. X Fig. 15).

Wird der Champignon im Beginn der Streckungsperiode vom Substrat abgetrennt und unter Darbietung genügender Feuchtigkeit, auf feuchter Erde oder Fließ-

papier, weiter beobachtet, so spannt er sich auf wie der am Substrat gebliebene. Auch die verletzten Champignons verhalten sich wie die am Substrat belassenen. So spannt sich auch der Hut, von dem der Stiel entfernt ist, normal auf und ebenso dehnt sich der Stiel ohne Hut regelmäßig aus. Dies steht in Übereinstimmung mit den von Gräntz[1]) erhaltenen Resultaten für Coprinus.

An den vom Substrat losgelösten Hutkörpern tritt in allen Stadien der Entwicklung, also auch noch an sehr kleinen Fruchtanlagen, eine eigentümliche Erscheinung auf. An der Basis des Stieles, unmittelbar über dem mit dem Erdreich verwachsenen Hyphengeflecht, wächst sehr schnell, schon nach 12 Stunden, eine schneeweiße dichte Masse von Hyphen hervor, die bis 1 cm Höhe erreichen kann. Späterhin breitet sie sich immer weiter über den Stiel nach oben zu aus, so daß sie bei weiter entwickelten Hüten bis in die Höhe des Ringes gelangen kann. Wir haben es hierbei augenscheinlich mit einem typischen Regenerationsphänomen zu tun. Bei der Loslösung vom Substrat sind die den Hutkörper mit dem Substrat verbindenden größtenteils sekundär an der Basis der in die Dicke wachsenden Fruchtanlage entstandenen rhizoidartigen Hyphen zerrissen worden. Mit dieser Neubildung wird für sie ein Ersatz geschaffen.

In seltenen Fällen, bei Exemplaren, die sich längere Zeit nach der Abtrennung vom Substrat frisch erhielten, können die Lamellen an der Schneide, hauptsächlich an der Stielseite, eigentümliche weiße Auswüchse aufweisen (Taf. IX Fig. 5). Sie rühren her von unregelmäßigen Auszweigungen der Tramazellen, die über die Schneide herausgewachsen sind und sich zu einem weißen Filz verflochten haben. An anderen Stellen treten nie irgend welche Hyphenaussprossungen auf dem unverletzten Fruchtkörper auf, auch dann nicht, wenn er z. B. ganz mit feuchter Erde bedeckt wird.

Besonders deutlich bei vom Substrat losgelösten Exemplaren, aber auch bei im Substrat belassenen unter ungünstigen Bedingungen wachsenden Exemplaren, wie bei zu großer Trockenheit des Substrats oder der Luft, treten Erscheinungen ein, die als „Notreife“ bezeichnet werden können.[2]) Viel früher nämlich als der Pilz seine gewöhnliche Größe erreicht hat, wird der Hut ohne wesentliche Verlängerung des Stieles aufgespannt und bildet die Sporen und Basidien aus, so daß Hutkörper entstehen können, die nicht höher als 2 cm sind und wenig größere Breite haben. Es kann sogar eine Loslösung des Hutes vom Ringe in noch jüngerem Entwicklungsstadium erfolgen, doch werden dann Basidien und Sporen nicht mehr ausgebildet.

Zum Verständnis der Korrelationsbeziehungen erschien es auch wünschenswert, die geotropische Reizbarkeit der Teilstücke zu untersuchen. An einem unverletzten Fruchtkörper, ebenso wie nach völliger Entfernung des Hutes, erweist sich der Stiel stark negativ geotropisch. Auch eine nicht zu dünn herausgeschnittene Mittellamelle krümmt sich noch etwas nach oben. Bei einem halbierten Fruchtkörper resp. Stiel findet jedoch, ganz gleich wie die Lage im Raum, eine Krümmung stets nach der verletzten Seite hin statt. Eine Erklärung wurde darin gefunden, daß

[1]) Gräntz l. c.
[2]) Frank, Krankheiten der Pflanze 1895 Bd. I p. 267.

das aktive Wachstum resp. Streckung zum wesentlichen an die peripherischen Stielhyphen gebunden ist, während die mittleren Hyphen mehr oder weniger passiv durch Dehnung zum Wachstum angeregt werden. So löst sich auch manchmal bei älteren sehr kräftigen Exemplaren die äußere Stielregion von der nicht fortwachsenden Mitte los und wird infolge ihres stärkeren Wachstums zu einer gefalteten Röhre.

So lange die Lamellen sich noch vergrößern, reagieren sie sehr ausgeprägt und meist schon nach sehr kurzer Zeit positiv geotropisch.[1]) Daß auch dies eine typische Wachstumserscheinung ist, folgt daraus, daß bei wohlausgebildeten Hutkörpern in zwei Tagen bei einer Temperatur von 2—6° die Lamellen sich nicht krümmten, während, wenn sie dann in Zimmertemperatur gebracht wurden, die Krümmung nach 12 Stunden eintrat. Anatomisch kommt die Krümmung dadurch zustande, daß sich die subhymeniale Zone an der konkaven Seite sehr stark ausdehnt. — Am auffälligsten ist die Erscheinung bei etwas schief horizontal gelegten Fruchtkörpern, wo genau in der Mediane eine Biegung nach rechts und links stattfindet (s. Fig. 6 Taf. IX). — Die Aufnahme des Reizes ist unabhängig vom Hutrand ebenso wie vom Stiel, d. h. jedes noch wachstumfähige an der Basis festsitzende Stück der Lamelle reagiert positiv geotropisch. Mit nicht völliger Sicherheit kann die Unabhängigkeit der Reizaufnahme von der Lamellenschneide behauptet werden, da bei ihrer Wegnahme das Wachstum stark gehemmt wird, doch scheinen auch hier einige Fälle für seine Unabhängigkeit zu sprechen.

Aus den angeführten Tatsachen ergibt sich also ganz allgemein, daß kurz vor der Streckungsperiode für jedes Teilstück des Organismus seine weitere Entwicklung genau vorher bestimmt ist und der Organismus zu einer eigentlichen Regeneration unfähig ist.

---

[1]) Sachs.

Die vegetative Hyphenaussprossung.

Die verschiedenartigen Erscheinungen, die beim Weiterwachsen eines verletzten Hutkörpers auftreten, das verschiedene Verhalten der einzelnen Teile, verschieden auch nach ihrem Alter, lassen für ihre Erklärung zwei Möglichkeiten zu. Ihr Wachstum kann bestimmt werden durch die Stellung, die ihre Hyphenelemente als Teile des Ganzen einnehmen, ihr Lageverhältnis im System des Fruchtkörpers. Sie könnten aber auch in irgend einem Stadium der Entwicklung eine momentane oder dauernde Differenzierung in ihrem Plasma erfahren, die jede in einen bestimmten Entwicklungsgang hineinzwängt, sie „inäquipotentiell“ macht. Die oft deutliche anatomisch verschiedenartige Ausbildung der Gewebe macht letzteres nicht unwahrscheinlich. Erinnert man sich jedoch an die Ähnlichkeit der Wundgewebeproduktion in den verschiedensten Teilen, gewinnt erstere Anschauung an Bedeutung. — Noch schwerwiegender erscheint aber Brefelds Beobachtung, daß eigentlich jede Zelle eines sich entwickelnden oder fertig differenzierten Hutkörpers, soweit sie natürlich nicht abgestorben, in den vegetativen Zustand zurückversetzt werden kann. Brefeld zeigte für *Coprinus stercorarius*, daß irgend welche Stücke des Fruchtkörpers jeden Alters in Nährlösung (Mistdecoct) gebracht zu einem typisch vegetativen Mycel aussprossen. Ganz wie ein bei normaler Keimung aus einer Spore entstandenes Mycel, ist es dann wieder imstande unter geeigneten Bedingungen neue Fruchtkörper zu bilden. — Im Anschluß hieran wurden von Klebs einige weitere Beobachtungen über die Zurückversetzung der Hutpilze aus dem beginnenden „generativen“ Stadium in das „vegetative“ gemacht, um so das Verhältnis von Wachstum und Fortpflanzung aufzudecken, das bei diesen höheren Fruchtformen deshalb so kompliziert sei, da ja mit der Ausbildung der Frucht selbst ein lebhaftes Wachstum verbunden ist. Er meint ganz allgemein, das verschiedene Verhalten der diese Fruchtkörper bildenden Hyphen mit denen des „vegetativen“ Wachstums darauf zurückführen zu müssen, daß hier die die Fruchtkörperbildung bewirkenden Reize resp. Reizhemmung beständig in Wirksamkeit blieben, während die Hyphen bei der Zuführung frischer Nahrung direkt aus der Umgebung wieder ins vegetative Leben zurückkehrten. Er betont aber, daß die näheren Bedingungen des vegetativen Aussprossens noch nicht untersucht seien.

Die Gleichwertigkeit der Hyphen und Gewebe würde nun in der Tat eine sehr große Stütze erhalten, wenn wirklich alle Zellformen bei ihrem vegetativen Aussprossen sich gleichartig verhielten, während umgekehrt ein ungleichartiges Verhalten Rückschlüsse auf einen verschiedenen plasmatischen Zustand gestatten würde. — Da weder Brefeld noch Klebs unter diesen Gesichtspunkten die Frage studierten, erschien eine neue Untersuchung notwendig. — So wurde vorerst wiederum *Coprinus stercorarius* untersucht, der sich als ein hierzu besonders geeignetes Objekt in Brefelds Händen gezeigt hat. Nach seinen Angaben wurden sorgfältig zerschnittene Teile des Fruchtkörpers in einem Tropfen sterilisierter Abkochung von Pferdemist (ich gebrauchte 1 : 10 Wasser) gebracht und das Austreiben beobachtet. Schon nach 24 Stunden sprossten die Hyphen lebhaft aus. Es ist nun aber keineswegs nötig, den Hyphen frische Nährlösung zuzuführen. Werden die Teile einfach in destilliertes Wasser gebracht, sprossen die Zellen ebenso schnell aus und erreichen nach 24 Stunden eine oft sogar erheblich größere Länge. Bei Kulturen, die darauf abzielen das Mycel länger zu beobachten, was für unsern Zweck ja nicht inbetracht kommt, ist destilliertes Wasser sogar entschieden vorzuziehen, da die Kulturen leichter steril zu halten sind.

Im einzelnen zeigten sich nun im Verhalten der Hyphen wesentliche Unterschiede. In sehr jungen Fruchtanlagen, die sich eben von den Sklerotien ohne Verletzung abpräparieren ließen, läßt sich ein Unterschied in der Aussprossung der Hyphen nicht feststellen. Alle Endzellen des Hyphenknäuls scheinen gleichmäßig weiter zu wachsen. — In weiter entwickelten Stadien, bei denen sich auf der Hutseite die blasigen Austreibungen zeigen, sind diese, wie schon Brefeld angibt, nicht mehr zum Aussprossen zu bewegen. — Dann wurden die Stiele dünner, sehr junger, im dunkeln erzogener Exemplare untersucht, die oben und unten mit scharfer Fläche abgeschnitten waren. Sie bestehen aus ziemlich gleichförmigen, großen, in die Länge gestreckten Zellreihen, die zu einem pseudoparenchymatischen Gewebe verbunden sind, und werden nur außen von einigen feineren Hyphen lose übersponnen. Nach oben und unten entwickeln sich nun aus diesen Zellen in gleicher Zahl gleich lange und feine Hyphen, die nach 24 Stunden eine Länge von ca. 0,15 mm in Mistdecoct und 0,6 mm in Wasser erreichen. Auch die oberflächlich gelegenen Zellen des Stieles sind ausgesprosst, doch erheblich kürzer, ca. 0,08 mm in Mistdecoct und 0,3 mm in Wasser lang. In ebenso kultivierten Längsschnitten durch den jungen Hut zeigen die feinen pallisadenartig gestellten, noch nicht differenzierten oberflächlichen Zellen der jungen Lamellen keine Veränderung, während die Zellen des Hutfleisches ebenso wie die der Trama vielfach ausgewachsen sind. Auch die Basis des Stieles ist ebenso, wie bei den im ganzen isolierten Stielstücken stark ausgewachsen. — Bei weiter entwickelten dickeren Stielen haben sich zwischen den pseudoparenchymatischen Elementen feine Hyphen gedrängt, und in der Mitte des Stieles bildet ein lockeres Gewebe feiner Hyphen eine Art Mark. Auf medianen, oben und unten scharf abgeschnittenen Schnitten aus der Mitte des Stieles wachsen an der dem Hut zugekehrten Seite die Hyphen gleichmäßig in dichten Reihen senkreckt aus, während an der entgegengesetzten nach der Basis zugekehrten Seite eine unverkennbar geringere Anzahl, wenn auch den oberen gleich langer Hyphen den pseudoparenchymatischen Zellen entsprossen. Nur in der Markzone

ist auch hier die Anzahl der Hyphen eine gleich große, wie an der Hutseite. Bei den ersten derartigen Beobachtungen wurde vermutet, daß der obere Schnitt vielleicht in der Nähe der Hauptstreckungszone gelegen war, die nach de Bary und Brefeld in der Nähe des Hutansatzes gelegen ist, doch zeigte sich ein gleicher polarer Gegensatz auch stets bei Stücken die soweit vom Hutansatz entfernt lagen, daß die Größe der Zellen oben und unten völlig gleich war. Die Neubildung der Hyphen geschieht fast stets an dem der Schnittfläche zunächst gelegenen oberen Ende der pseudoparenchymatischen langgestreckten Zellen und zwar sowohl an der Hut- wie an der Basisseite. Es können jeder etwa 15 μ breiten Zelle 1—3 Zweige von 3—4 μ Breite entsprossen. Die nicht an der oberen und unteren Schnittfläche gelegenen pseudoparenchymatischen Zellen, die durch den Längsschnitt freigelegt wurden, sprossen sehr viel weniger aus, zumeist dann, wenn die zunächst gelegene Zelle der gleichen Hyphe durch den Schnitt getötet ist. Die Oberhautzellen des Stieles sind entsprechend wie bei dem jungen Stiel sehr zahlreich, aber wiederum immer nur etwa halb so lang wie die an der Schnittfläche ausgewachsen. Auf dem Querschnitt durch den älteren Hut sind die Zellen der Trama und des Hutfleisches sehr lang ausgewachsen. Sie durchwachsen öfters die Hymenialschicht. Die Zellen der Hymenialschicht konnte ich in Mistdecoct meist nur sehr schwer zum Austreiben bringen, am besten in dem Stadium, wo sich die blasigen Cystiden gebildet und die späteren Basidien etwas über die Paraphysen hervorragen. Ich habe im Mistdecoct an ihnen nie längere Fortsätze wie von etwa 20 μ gesehen, während die langen Hyphen, welche die Pallisadenschicht manchmal wie ein Haarkleid überziehen als diese Schicht durchwachsende Auszweigungen der Tramazellen identifiziert werden konnten. — Im destillierten Wasser konnte dagegen in diesem Stadium sehr reichliche nach 24 Stunden bis 75 μ lange Aussprossungen sowohl der Pallisaden wieder Basidienanlagen festgestellt werden, jedoch nicht der Cystiden. Sie unterscheiden sich von den Auszweigungen des Stiels und der Trama durch ihre viel geringere Größe, unregelmäßig geschlängeltes Wachstum, etwas größere Breite und sehr reichliche Verzweigungen. —

Ist der im Licht erwachsene Stiel ins Streckungsstadium eingetreten, so sind die Aussprossungen sehr viel geringer, während die in Sporenbildung eingetretenen Basidien nicht mehr aussprossen. Es wäre nun aber falsch zu glauben, daß das flüssige Medium die einzige Veranlassung zu diesem Aussprossen wäre. Ganz wie wir es beim Champignon feststellen konnten, bilden sich auch bei *Coprinus* Aussprossungen als eine Folge der Verwundung auf der Schnittfläche aus, die am jugendlichen Stiel nach 24 Stunden eine Länge von 0,1 mm erreichen können. — Es können aber auch die nicht der Wunde zunächst gelegenen Zellen der Hymenialschicht von abgelösten Hutteilen, die gerade Cystiden gebildet haben und im feuchten Raume weiter kultiviert werden, aussprossen, während keine Sicherheit darüber gewonnen wurde, ob die Oberflächenzellen des Stiels unter gleichen Bedingungen auch etwas aussprossen. Die jungen Basidien und Paraphysen waren sehr regelmäßig in eine schmale 2—3 μ breite Spitze ausgewachsen, die vielfach die Länge der Basidien, etwa 20 μ erreichte. Auch einige Tramazellen wiesen Hyphenverlängerungen auf. Dies Aussprossen ist auch die notwendige Voraussetzung der Beobachtungen Brefelds und später von Gräntz, die bei längerer Kultur unter ähnlichen Bedingungen auf den Lamellen neue Fruchtkörper entstehen sahen.

In gleicher Weise wurden dann die Gewebe des Champignons in den verschiedenen Altersstadien untersucht. Bei ganz jungen 4 mm großen Anlagen sprossen auf Längs- und Querschnitten sowohl die Hyphen der Oberfläche wie die nach innen gelegenen gleichmäßg zu einem etwa 3,5 μ breiten Mycel aus, das nach 24 Stunden eine Länge von etwa 0,15 mm erreichte. Nur die Hyphen der Basis sind etwas länger und bilden ganz typisch ein Luftmycel in gleicher Weise wie Stücke von Mycelsträngen, die auf den Schnittflächen ohne polare Unterschiede in gleicher Weise aussprossen. — Bei Schnitten durch eine 7 mm große Anlage des Champignons macht sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Zellen der Oberhaut und dem aus dem Innern des Fruchtkörpers bemerkbar; während diese ausnahmslos reichlich aussprossen, bilden jene nur an der Basis der Anlage reichliche Auszweigungen. – In einer etwa 1,5 cm hohen Anlage, in der die innere Ausdifferenzierung schon zur Bildung der Lamellen und des Ringgewebes fortgeschritten ist, machen sich folgende Unterschiede geltend. Die Oberhaut des Hutes, deren Zellen anscheinend noch alle am Leben, wachsen nicht aus, ebensowenig die noch mit reichlichem Inhalt versehenen Zellen des Ringes. Die Zellen des Hutfleisches sind nur in geringer Zahl etwas mehr nach dem Rande zu und höchstens 75 μ lang ausgewachsen, ebenso sehr wenig die Zellen der Trama. Die anfänglich dicht gedrängten Zellen der jungen Hymenialflächen der Lamellen haben sich aus ihrem Verband unregelmäßig gelöst und Querwände bis dicht unter ihre Spitze, etwa 7 μ davon entfernt, bekommen. Die inneren Zellen des Stiels proliferieren alle in gleicher Weise ziemlich stark, die Außenzellen nur etwas stärker an der Basis. — Bei einem Hut von etwa 4 cm Höhe ist das Verhältnis in großen Zügen das gleiche. In der Oberhaut und am Ring wachsen die Zellen nicht weiter. Aus dem Hutfleisch sprossen relativ sehr wenig Zellen. Die Tramazellen wachsen nur wenig aus. Die Zellen der Hymenialschicht, die in diesem Entwicklunsgstadium des Hutes die Basidien zu differenzieren beginnen, wachsen in die Länge und bekommen reichliche Querwände. Einige bilden auch kleinere dünnere Fortsätze. Die Tramazellen wachsen nie zwischen ihnen hindurch. — In Hüten, in denen die Bildung der Basidiosporen begonnen, konnte eine Veränderung in der Hymenialschicht nicht festgestellt werden. — Die Oberhaut des Stieles wächst ziemlich reichlich aus, am stärksten an der Basis. Auf Längsschnitten durch den Stiel, die oben und unten scharf abgeschnitten, macht sich ein deutlicher Gegensatz zwischen dem dem Hut und dem der Basis zugewandten Ende geltend. Während an dem apikalen Ende ein dichter Filz von parallel in die Stielrichtung gestellter Zellen hervorwächst, sind die am basalen Ende gebildeten Hyphen weniger zahlreich und von unregelmäßigem Verlauf. Die Länge ist die gleiche, nach 24 Stunden etwa 0,1 cm, sogar an der Basalseite manchmal eher etwas gefördert. In der Region des Markes lassen sich Unterschiede der beiden Seiten nicht erkennen.

Das Auswachsen beim Champignon nach Verwundung ist schon als „Wundgewebebildung“ oben beschrieben worden, doch wird es zweckentsprechend hier der vegetativen Aussprossung im flüssigen Medium an die Seite gestellt werden. — Im Jugendzustand sind beide Bildungen in gleicher Weise an allen Zellen sehr ausgiebig. Späterhin ist das Hautgewebe in beiden Fällen wenig zur Aussprossung geeignet. Während aber die Hyphen des Stiels besonders leicht in vegetative Aus-

zweigung übergehen, produzieren sie im allgemeinen nicht so reichlich Wundgewebe wie die Zellen des Hutfleisches, die dies sehr reichlich tun. Im weiteren Alter nimmt die Wundgewebebildung immer weiter ab, während die vegetative Aussprossung bis in die Streckungsperiode hinein gleich stark bleibt. Sehr charakteristisch übereinstimmend verhalten sich in allen Entwicklungsstadien die Basalzellen des Stiels, sie sind besonders zum Austreiben befähigt. — Es besteht also, trotz gewisser Unterschiede, augenscheinlich eine deutliche Beziehung zwischen vegetativem Auswachsen und Produktion von Wundgewebe, und es hängt wohl nur von Konstellationen sekundärer Natur ab, in welchem Umfange das Wundgewebe gebildet wird.

Die Übereinstimmung der Resultate für *Coprinus* und *Agaricus campestris* ist augenscheinlich sehr groß. In der jungen Fruchtanlage scheinen alle Zellen gleich leicht in das vegetative Stadium überzugehen. Eine erste Differenzierung der Hyphen macht sich beim Champignon in den Oberhautzellen geltend, die bis auf die Basalzellen zeitweise alle nicht sogleich zum Aussprossen zu bewegen sind. Während die Oberhautzellen des Hutes diese Eigenschaften beibehalten, ebenso wie die Blasenzellen bei *Coprinus* und sich die Zellen des Ringgewebes ebenso verhalten, sind späterhin die Oberflächenhyphen des Stieles wieder leichter zum vegetativen Aussprossen zu bewegen, ebenso wie die von *Coprinus*, wenn sie auch stets deutlich langsamer wachsen, als die übrigen Zellen des Stieles. Die Basalzellen sind zu jeder Zeit sehr leicht zum Austreiben zu bringen, ebenso leicht gehen nur noch stets Zellen des Stieles in vegetatives Wachstum über. Während in ihnen anfangs kein Unterschied von oben und unten bemerkbar ist, zeigt sich späterhin eine, wenn auch nicht sehr stark ausgeprägte Polarität in der größeren Masse der Hyphen, die am Hutende aussprossen. Das sich später bildende Mark besitzt diese Eigenschaft nicht, es geht sehr leicht in den vegetativen Zustand über. Die Zellen des Hutfleisches sind reproduktionsfähig aber viel schwächer wie bei dem Stiel, jedoch besser zur Wundgewebeproduktion geeignet, ebenso die Zellen der Trama, jedoch stärker bei *Coprinus* wie bei *Agaricus*. Die zur Hymenialschicht zusammentretenden Pallisadenzellen sind in allen Stadien nur sehr schwer zur Prolifikation zu bringen und augenscheinlich wenig zum Weiterwachsen befähigt.

Aus alledem folgt, daß die in der ersten Jugend des Fruchtkörpers gleichmäßig leicht zum vegetativen Austreiben zu bringenden Hyphen bei der Weiterentwicklung eine plasmatische Differenzierung, eine Determination erfahren. Soweit man die Leichtigkeit ihrer Zurückverwandlung in den vegetativen Zustand als Maß dieser Ausdifferenzierung ansieht, müßte dann weiter zwischen weniger und stärker differenzierten unterschieden werden. Nach Gewebeform geordnet würde die Reihenfolge etwa so sein: Basiszellen, Mark, Stielzellen, Oberhaut des Stieles, Hutfleisch, Tramazellen, Pallisadenschicht, Oberhaut des Hutes und Ring. Von den letzteren abgesehen sind also die Zellen der Hymenialschicht diejenigen, welche die stärkste Determination erfahren haben. Dies entspricht den Erfahrungen bei höheren Pflanzen z. B. der starken Differenzierung der Pollenkörner. — Im einzelnen ist dann jede Gewebeform im allgemeinen um so weniger leicht zum Aussprossen befähigt, je weiter sie entwickelt ist, entsprechend der sonstigen Erfahrung bei Tieren und Pflanzen, daß in je jüngerem Entwicklungszustand das verwundete Gewebe sich befindet, desto leichter es zu Neubildungen angeregt werden kann. Das

hierbei nicht, wie man es zunächst glauben sollte, der stärkere Plasmareichtum das Primäre, sondern wie Noll es will, nicht näher zu definierende Eigenschaften der Plasmahaut, zeigen am besten die reich mit Plasma erfüllten Pallisadenzellen, die mit am schwersten zum vegetativen Aussprossen zu bewegen sind.

Der Unterschied, der sich am gleichen Stielgewebe in der Fähigkeit zu Neubildungen an der der Basis oder dem Hut zugewandten Schnittfläche im flüssigen Medium zeigte, beansprucht besonderes Interesse. In der Jugend ist, wie wir sahen eine solche Polarität nicht nachweisbar, sondern tritt erst im Alter hervor. Es ist somit wohl nicht angängig, wie man es bei höheren Pflanzen getan hat, von einer den Zellen des Stieles innewohnenden, inhärenten Struktur, zu sprechen, die in diesem polaren Verhalten zum Ausdruck kommt. Vielmehr liegt es nahe, sie mit der Richtung der Stoffleitung im Fruchtkörper von der Basis nach der Spitze zu in Verbindung zu setzen. Hier, wo eigentliche Leitungsbahnen nicht differenziert sind (die von Istvanffi und Bommer beschriebenen mit der Stoffleitung in Verbindung gebrachten Hyphen sind bei *Coprinus* wohl gar nicht, beim Champignon nur in sehr schwacher Ausbildung nachweisbar), ist ja überhaupt die Leitung des Wassers und der Nährstoffe zu dem sich bildenden Hut nicht anders denkbar, als daß seinen Zellen späterhin sozusagen eine stärkere Anziehungskraft zuzuweisen ist, daß ein Konzentrationsgefälle anzunehmen ist nach den der Basis zunächst liegenden Zellen hin.

Konnte so ein wesentlicher Unterschied in der Determination der Hyphen festgestellt werden, der auf eine immer weiter gehende plasmatische Differenzierung schließen läßt, so darf nicht außer acht gelassen werden, daß auch diejenigen Hyphen, welche am leichtesten zum Aussprossen zu bewegen sind, im normalen Verlauf der Fruchtentwicklung diese Selbständigkeit nicht zum Ausdruck bringen, sondern sich durchaus dem Gesamtplan einordnen. Es werden daher genauer die Ursachen zu präzisieren sein, die sie aus ihrer vorgezeichneten Entwicklungsbahn abzulenken vermögen. Man wird zweckmäßig dabei zu unterscheiden haben, zwischen den Gründen, die die Hyphen überhaupt zum Austreiben bewegen, man könnte vielleicht sagen, zum Übergang in den embryonalen Zustand und den Umständen, die diese Sprossung dann in diese oder jene Entwicklungsrichtung hineindrängen. — Klebs, von der Anschauung ausgehend, daß die die Fruchtbildung bewirkende Reizhemmung während der ganzen Ausbildung bestehen bleiben müsse, sieht, wie schon erwähnt wurde, den wesentlichsten Grund reichlichen Aussprossens in der direkten Zufuhr frischen Nährmaterials zu den Hyphen. Dem gegenüber konnte festgestellt werden, daß im destillierten Wasser die Aussprossung der in der Ausbildung befindlichen Fruchtkörper mindestens ebensogut erfolgt. Dies wird dadurch ermöglicht, daß für die Periode der Streckung, ganz ähnlich wie in einem Sclerotium reichliches Nährmaterial gespeichert wird, von dem die wachsenden Hyphen sich ernähren. Es kann also weder der Reiz zum Aussprossen in der Zufuhr neuer unverarbeiteter Nahrung liegen, noch die Hemmung des Aussprossens beim normalen Wachstum, wie es Klebs vermutet, in der bei dem Durchgang durch die Hyphen umgeänderten Nahrung. Vielmehr zeigen die reichlichen Aussprossungen an der Wundfläche, daß die Anregung zum Aussprossen in der Verwundung als solcher ihren Grund habe.

Die Entstehung embryonalen Gewebes an Wundflächen ist bekanntlich eine weit verbreitete Erscheinung bei tierischen und pflanzlichen Organismen und hat als solche verschiedenerlei Deutung erfahren. Ein nicht näher zu analysierender Wundreiz als solcher und spezieller die Aufhebung des Gewebedrucks, die Veränderung des Stoffumsatzes, resp. die Stauung des Nährmaterials an der Wundfläche durch Störung der Leitungsbahnen, erhöhte Transpiration — sind zu ihrer Erklärung herbeigezogen worden. Die allgemeine Störung des Gleichgewichts durch die mechanische Aufhebung der Verbindungen hat dann Goebel näher für die Leitungsbahnen bei Bryophyllum und Begonia erläutert, und letzthin hat Nemec im Anschluß an eine Vermutung Drieschs die Störung der Kommunikation in bestimmten Gewebeteilen, nämlich dem Perikambium bei Wurzeln, als Neubildung anregendes Moment betrachtet. — Für die Wichtigkeit der bestehenden Verbindung scheint nun auch das Verhalten der Längsschnitte durch die Stielstücke von *Coprinus* in Nährlösung zu sprechen. Hier kombinieren sich Wundreiz und der Einfluß flüssigen Mediums, und wir sehen wie nur an horizontalen Schnittflächen Hyphen aussprossen. Die Unterbrechung der Kommunikation der Hyphen in der Längsrichtung des Stieles regt also die Neubildung hauptsächlich an, während die Querunterbrechung fast einflußlos ist. —

Wir sahen aber, daß auch dann differenzierte Hyphen zum Austreiben gebracht werden können, wenn sie gar nicht an der Wundfläche selbst liegen. Es treiben bei *Coprinus* die Basidienelemente aus, wenn nur der Hut vom Stiel getrennt wird. Ähnlich können, nach Loslösung vom Substrat, an den Lamellen des Champignons die Tramazellen über die Schneide auswachsen und dann wie ein typisches Wundgewebe aussehen. Ganz unzweifelhaft durch Loslösung vom Substrat durch Unterbrechung der Kommunikation zwischen Hutkörper und dem vegetativen Mycel wird die Basis des Hutstiels zur Produktion reichlicher Neubildungen veranlaßt. Diese dann so reichlich austreibenden Hyphen scheinen allerdings zur Bildung vegetativen Rhizoidenmycels von vornherein besonders prädisponiert zu sein, so daß hier von einer durch die Lostrennung gewaltig gesteigerten Gebrauchsregeneration gesprochen werden könnte.

Es müssen aber auch überall dort, wo eine Neubildung von Fruchtkörpern stattfindet, mag es auch nur in geringem Maße der Fall sein, embryonale Hyphen aus differenziertem Gewebe aussprossen. Wie aus den Untersuchungen Brefelds und Gräntz bekannt, ist dies bei *Coprinus* nur an Teilstücken, an den vom Stumpf abgeschnittenen Hüten und schließlich an den Stielen der im Dunklen kultivierten Fruchtkörper der Fall, die bei Mangel an Wärme (Gräntz) ihren Hut nicht auszubilden vermögen. Mit Recht weist Goebel darauf hin, daß der letztere Fall durchaus ein Analogon zu dem Verhalten der höheren Pflanzen darstellt, deren Vegetationspunkt in seiner Entwicklung gehemmt ist und die dann an anderer Stelle Neubildungen erzeugen. — Als Grund für das Aussprossen der Hyphen der Fruchtkörper muß also ganz allgemein eine Störung im Gleichgewicht angesehen werden, sei es durch Aufhebung der Kommunikation zwischen Stiel und Hut, oder Fruchtkörper und Substrat, sei es durch die Schädigung eines Teiles des Fruchtkörpers, der dann eben nicht mehr als hemmend inbetracht kommt. — Man könnte aber vermuten, daß trotzdem das flüssige Medium oder das Nährsubstrat als Sprossung-

auslösend, unabhängig von einer Beziehung der Teile zu einander inbetracht kämen. Dem ist jedoch nicht so. Dies konnte auch schon aus dem Verhalten des oben erwähnten Champingons, der sich ganz im Substrat entwickelt, und der keinerlei anormale Aussprossungen zeigte, geschlossen werden, während vom Substrat losgelöste, sonst unverletzte Champignons nur an der Basis auszusprossen pflegen. Es gelang aber auch hierfür einen experimentellen Beweis zu erbringen. Wurden Sklerotien mit jungen *Coprinus*anlagen in destilliertes Wasser oder Mistdecoct gebracht, so sproßten diese nicht vegetativ aus. —

Ganz anders gestaltet sich die Frage nach der Weiterentwicklung der Hyphen des Fruchtkörpers, deren Wachstum einmal angeregt ist. Sie können entweder sich zu typisch vegetativem Mycel umbilden, das je nachdem vegetativ bleibt, oder über kurz oder lang neue Fruchtkörper bildet, oder sie können, ohne in ein eigentlich vegetatives Wachstum überzugehen, sich direkt am alten Fruchtkörper in neue Fruchtkörper verwandeln, oder sie können schließlich in das System des alten Fruchtkörpers einbezogen werden und im eigentlichen Sinne regenerativen Charakter annehmen. Wie sich aus den beschriebenen Erscheinungen ohne weiteres ergibt, sind hierfür im wesentlichen äußere Umstände maßgebend. Die Aussprossungen im feuchten Medium nehmen vorwiegend vegetatives Wachstum an, so erklärt sich auch Klebs Beobachtung, daß der schlaffe Fruchtkörper, der im Dunklen kultivierten Hüte dort aussproßt, wo er mit der feuchten Substratfläche in Berührung kommt. Die Fälle der Neubildung von Fruchtkörpern aus den Hyphen der alten sind schon oben aufgezählt worden. Es tritt dies augenscheinlich immer dann ein, wenn die für die Fruchtanlage günstigen Bedingungen fortwirken, während genügend Reservestoffe zu ihrer Bildung in der im Gleichgewicht gestörten alten Fruchtanlage vorhanden sind. Nach diesem augenscheinlichen Einfluß der äußeren Bedingungen auf eine vegetative oder generative Reproduktion kann also nicht ohne weiteres mit Goebel geschlossen werden, daß bei den Pilzen die Qualität der Neubildung abhängt von dem Stadium, in dem sie sich zur Zeit der Verletzung befinden. —

Dagegen sichtlich abhängig von dem Stadium, in dem sie sich zur Zeit der Verletzung befand, ist das Verhalten derjenigen Hyphe, die wie es so mannigfach für den Champignon aufgefunden wurde, nach ihrem Aussprossen sehr bald in das System des alten Fruchtkörpers einbezogen wurde. Dies scheint immer dann der Fall zu sein, wenn, wie es beim Champignon wohl durch seine größere Hyphenmasse möglich, die Störung des sich entwickelnden Fruchtkörpers keine allzu eingreifende ist, zumeist aber wohl auch dadurch, daß wie schon hervorgehoben wurde, die Neuformung einer ganzen Fruchtanlage beim Champignon viel schwieriger von statten geht und an einer alten Fruchtanlage überhaupt nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

Für das Verständnis der Formbildung der Hutpilze erscheint es nun von der größten Bedeutung, diejenigen weiteren und näheren Bedingungen und Ursachen aufzudecken, welche die aussprossenden Hyphen veranlassen, ohne die normale Fruchtkörperentwicklung zu passieren, solgeich in die verschiedenartigen oben festgestellten Determinationen überzugehen und somit eine eigentliche Regeneration herbeizuführen. — Es geht nun nicht immer die Bildung des Wundgewebes mit einer

eigentlichen Neubildung determinierten Gewebes Hand in Hand, vielmehr lernten wir geringere Aussprossungen kennen, die, ohne es zu einer eigentlichen Differenzierung zu bringen im Wachstum aufhörten oder auch abstarben. Eine unzweifelhafte Parallele besteht aber z. B. bei den sehr jugendlichen Anlagen, die in gleicher Weise Wundgewebe erzeugen und regenerationsfähig sind. — Mit die weitgehendste Gewebedifferenzierung bildet das Oberflächengewebe des Hutes, das sich beim Champignon anatomisch nur wenig von dem Gewebe des Hutfleisches unterscheidet, physiologisch jedoch durch seine völlige Unfähigkeit zu Neubildungen. Seine Regeneration, soweit sie beim Champignon zu verfolgen ist, konnte nur in sehr jugendlichem Stadium festgestellt werden. — Für das Oberflächengewebe der Hüte anderer Pilze ist das bisher bekannte von Massart[1]) zusammengestellt worden. Außer beim Champignon sah er die dunklen Hyphen der Hutoberfläche von *Russula nigricans* sich an den Wunden neu bilden, ebenso bei *Clitocybe nebularis*, wo die oberflächlichen Hyphen feiner und dichter verflochten sind, als im Hutfleisch, dagegen bildete sich bei seinen zahlreichen Versuchen die Oberhaut von *Hypholoma fasciculare* nach Verwundung nicht wieder. Ich kann dies bestätigen, und es gelang mir ebenso wenig, die charakteristische rote Oberhaut des Fliegenpilzes, *Amanita Muscaria*, zur Regeneration zu bringen, auch wenn die Operation bei ziemlich jungen noch in der Volva eingeschlossenen Exemplaren vorgenommen wurde.

Von Brefeld ist die Regeneration der charakteristischen dunklen Oberhaut der Sklerotien von *Coprinus stercorarius* näher beschrieben worden.[2]) Hier werden die Wände der einige Zellreihen unter der Wunde gelegenen Zellen tiefschwarz und bilden zusammen mit den nach außen liegenden die Rinde, die sich nicht von der normal gebildeten unterscheidet. — Indem davon ausgegangen wurde, daß hier wahrscheinlich entsprechende Gründe die Bildung anregen würden wie bei der Regeneration des Oberflächengewebes der Pilze, wurde versucht, die reizauslösende Ursache dieser Bildungen näher zu präzisieren.

Zur Neubildung der Rinde sprossen an der verletzten Seite aus den dicken plasmaerfüllten pseudoparenchymatisch in einander verschlungenen Sklerotienhyphen feinere Hyphen aus, die bald ihr Wachstum einstellen. Ihre Anzahl, Stärke und Länge wechselt etwas nach den äußeren Bedingungen. Dann beginnen die dicken Hyphen, aus denen die Auszweigungen hervorgingen, ihre Membran dunkler zu färben. Die Färbung geht dann auf die äußeren neugebildeten Hyphen über und dehnt sich auch noch etwas weiter nach innen aus. Schließlich bilden die aussprossenden Sklerotienhyphen, in denen wahrscheinlich noch einige Teilungen stattfinden, eine mehrschichtige schwarze Zone, der sich nach außen und innen etwas hellere Schichten anschließen. Die Vermutung, die Veranlassung zu ihrer Bildung in einer stärkeren Transpiration zu suchen, trifft nicht zu, die Bildung erfolgt prompt im dampfgesättigten Raum. Im Gegenteil ist zu ihrer Bildung sogar eine gewisse Feuchtigkeit notwendig. Durchschnittene Sklerotien, die frei in die trockene Laboratoriumsluft gelegt wurden, schrumpften zusammen, ohne daß eine neue Hautschicht gebildet wurde, und auch nach längerer Zeit trat keine Spur von Schwärzung der der Wundfläche benachbarten Hyphen ein.

[1]) Massart: La cicatrisation chez les végétaux. Bruxelles 1898. p. 22.
[2]) Für *Polyporus umbellatus* ähnliches von Bommer. Mém. couronn. et mém. d. sav. étr. publ. par l'acad. roy. de Belg. t. LIV.

Wurden diese dann späterhin mit genügender Feuchtigkeit versehen, so bildeten sie sogleich die typische schwarze Hautschicht nachträglich aus. Es wäre nun weiterhin möglich, daß das Luftmedium als solches reizauslösend wirkt. Dies ist nicht der Fall; wurden durchschnittene Sklerotien in destilliertes Wasser gebracht, bildeten sie äußerst schnell eine typische schwarze Rinde aus. — Dennoch gibt es Mittel, um die Bildung auf der Wundfläche zu vereiteln. Auch noch nach langer Zeit unterbleibt die Schwärzung und Hautbildung vollständig, wenn die Wundflächen mit Vaselin verschmiert wurden, oder die angeschnittenen Sklerotien in Öl gelegt werden. Da hierin die Hyphen bis zu einer Länge von 0,01 mm auszusprossen vermochten, folgt, daß ihre allgemeinen Lebensfunktionen nicht gestört waren, und so bildeten sie auch, in feuchte Luft gebracht, wie gewöhnlich die Rindenschicht aus. Aus den Versuchen schien zu folgen, daß der Sauerstoff der Luft für die Bildung von ausschlaggebender Bedeutung sei. Da aber auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, daß vielleicht auch bei Mangel von Sauerstoff die gasförmige Umgebung genügte, wurde eine Reihe von durchschnittenen Sklerotien in Wasserstoffatmosphäre aufbewahrt. War der Sauerstoff sorgfältig entfernt worden, so wurde hier in der Tat die Rinde nicht gebildet, während ein geringer Sauerstoffdruck schon zu ihrer Bildung genügte.

Wir werden somit die Anwesenheit von freiem Sauerstoff als wesentliche Bedingung für die Rindenbildung mit ihrer charakteristischen Membranschwärzung anzusehen haben, während erhöhte Transpiration, flüssiges oder gasförmiges umgebendes Medium ohne Einfluß ist. Es entspricht somit diese Gewebebildung in den Bedingungen ihres Entstehens anscheinend durchaus denen, die für die Korkbildung von Kny[1]) und nach ihm von Olufsen[2]) aufgedeckt worden sind. Dieser hat zumal gezeigt, daß auch bei der Kartoffel die Korkbildung unter Wasser nicht gehindert zu sein braucht. — Als reizauslösende innere Ursache muß bei der Rindenbildung der Sklerotien die Loslösung der Zellen aus ihrem Zusammenhang selbst angesehen werden, die sich vielleicht den Zellen durch den dadurch notwendigerweise veränderten Stoffwechsel bemerkbar macht, während die Anwesenheit des freien Sauerstoffs nur die notwendige äußere Bedingung darstellt. So dürfen wir auch für die Neubildung der Oberhautzellen der Hutpilze durch Regeneration ganz allgemein schließen, daß eine genügende Sauerstoffpression der Luft die notwendige Bedingung ist, die aber nur wirksam sein kann, wenn die aus dem Verband gelösten, an die Oberfläche gelangten Zellen eine für die einzelnen Hutpilze verschiedene genügend embryonale Beschaffenheit besitzen. Ist dagegen das der Wunde zunächst gelegene Gewebe nicht mehr imstande, ein typisches Hautgewebe zu bilden, so zeigt doch seine schnelle Wachstumshemmung nach wenigen Sprossungen, daß die Hyphen durch ihre oberflächliche Lage bald im Weiterwachsen gehemmt werden. Je differenzierter das Bildungsgewebe, desto schneller stellen sie ihr Wachstum ein, und, indem sie oft vertrocknen und kollabieren, können sie wohl direkt als Ersatz für die Hautschicht dienen. — Viel weniger determiniert und viel

[1]) Kny: Über d. Bildung d. Wundperiderm etc. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. VII 1889.
[2]) Olufsen: Untersuchungen über Wundperidermbildung. Beihefte zum Bot. Centralblatt Bd. 15 1903. Vergl. Appel: Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei Kartoffeln. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. XXIV, 1906.

leichter zum Aussprossen zu veranlassen ist, wie wir sahen, die Oberhaut des Stieles bei *Coprinus* und in späteren Stadien bei *Agaricus*, die aber immerhin im unbeschädigten Zustand des Fruchtkörpers doch in ihrer Fortentwicklung gehemmt sind.

Im geraden Gegensatz zur starken Differenzierung der Oberhaut des Hutes steht das Mark, dessen Regeneration im Innern abgetrennter jugendlicher Stielstücke beschrieben wurde. Erst spät durch das Aussprossen der Stielhyphen entstanden, füllt es die durch das tangentiale Wachstum der Randpartien entstehenden Lücken aus — so auch im Regenerat. Daß wirklich im normalen die Gewebelücke als solche die Ursache seiner Bildung ist, zeigen die durch unregelmäßiges Wachstum des Pilzkörpers an irgend einer Stelle im Innern entstehenden Lücken, die stets von solchem Gewebe ausgefüllt sind.

Das schwierigste Problem der Formbildung, das zu lösen ist, sind die Gesetze, die die Umdifferenzierung der Embryonalhyphen in Hymenialhyphen bestimmen. Soweit aus den Regenerationsversuchen geschlossen werden kann, ist die Neubildung beim Champignon auf einen ganz bestimmten Entwicklungszustand der jungen Fruchtanlage beschränkt, und alle späteren normalen und regenerativen Hymenialbildungen entstehen nur unmittelbar im Anschluß an die primäre. Es wurde schon anläßlich der Beschreibung der Regenerationserscheinungen darauf hingewiesen, daß es, wenigstens für die jugendlichen Stadien, nicht mit Sicherheit gelang, einen direkten Zusammenhang der Hyphen anatomisch festzustellen, während dies im älteren Entwicklungsstadium möglich war. Man wird sich also hüten müssen, aus diesem Verhalten etwa ohne weiteres auf das Vorhandensein einer der ascogenen Hyphe analogen, basidiogenen Hyphe zu schließen, deren Auszweigungen das Hymenium bilden sollten, da es ja weder anderen Autoren noch mir trotz vielfacher Bemühungen gelang, sie aufzufinden (vgl. p. 134). Vielmehr muß betont werden, daß falls ein genetischer Zusammenhang der Hyphen im jugendlichen Stadium der Regeneration nicht vorhanden sein sollte, dennoch eine Reihe Analoga bekannt sind, die eine solche gleichartiges erzeugende Kontaktwirkung als möglich erscheinen lassen. — So bildet sich das Kambium sowohl beim normalen Entwicklungsgang im Vegetationskegel, wie bei der Regeneration, sowohl in gerader Richtung, wie in tangentialer stets im Anschluß an schon vorhandenes. — Die Tracheiden legen sich an alte Tracheiden bei der Verwachsung vom Pfropfreis mit der Unterlage. — Auch mag als Beispiel für die sexuelle Sphäre auf Kopulationsepidemien einzelliger Organismen in Kulturgläsern hingewiesen werden, die nicht immer bei hierfür besonders günstigen Bedingungen im Sinne Klebs zur Konjugation schreiten (vgl. Klebs 1900 p. 159), sondern vielleicht ähnlicher Induktionen bedürfen. — Wie diese Kontaktwirkung zu denken ist, darüber ist für keinen Fall bisher sicheres bekannt geworden. Speziell beim Champignon ist allerdings eine Kontaktwirkung bekannt, die sich wohl nur als chemische Wirkung deuten läßt. Nach Ferguson[1]) keimen die Basidiosporen nur dann, wenn sich wachsendes Mycel in der Nährlösung befindet.

Wie das vorhandene Gewebe das undifferenzierte embryonale zur Bildung von gleichartigem anzuregen vermag, ist es aber auch imstande die Bildung von un-

[1]) Ferguson: A preliminary study of the germination of the spores of Agaricus campestris and other Basidiomycetens Fungi. Bull. of the b. plant industr. Dep. of Agricult. 1902.

gleichartigem, aber mit ihm in direkter Beziehung stehendem, anzuregen. Bei der Weiterentwicklung des regenerierenden wachsenden Hymeniums werden die Zellen des undifferenzierten Wundgewebes angeregt, sich über ihm zu einem neuen typischen Vegetationsrand zusammenzuschließen, während, wenn ein Hymenium nicht vorhanden, sich niemals die Hyphen zu einer fortwachsenden Schneide zusammenlegen. Dabei soll naturgemäß über die zur Vereinigung führenden speziellen Reize, etwa chemischen, die nach Pfeffers Vermutung ganz allgemein eine Zusammenführung der Pilzhyphen zu Vereinigungsgeweben bewirken, nichts ausgesagt werden. — In diesem Vegetationsrand wird dann die typische Oberhaut, Hutgewebe und Hymenium neu gebildet.

Es muß somit für die Neubildung des Hutes die Anlage der Hymenialschicht als das primäre angesehen werden, oder auch konkreter gedacht, gelänge es, dies kann als ausgeschlossen nicht erachtet werden, wenn es mir auch bisher experimentell nicht glückte, — wachstumsfähiges Hymenialgewebe, etwa eine junge Lamelle, auf irgend einer Stelle eines jungen Hutes durch Pfropfung zur Verwachsung und das Hymenium zur weiteren Entwicklung zu bringen, würde sich hier ein neuer Vegetationsrand bilden. Wie noch gezeigt werden soll, scheinen in teratologischen Fällen diese Voraussetzungen ihre Bestätigung zu erfahren.

Nachdem so eine gewisse Vorstellung über die jeweilige Potenz der Hyphen gewonnen werden konnte, und über die Ursachen, die die verschiedene Determination herbeizuführen imstande sind, wird zu untersuchen sein, ob noch gewisse Regeln aufzufinden sind, unter denen bei der Regeneration sich die einzelnen Formelemente zum Fruchtkörper als Gesamtorganismus zusammenfügen.

Zur Analyse der Regenerationsvorgänge.

Alle bisher zur Erörterung gekommenen Beobachtungen, zumal über die Potenz der Hyphen, zeigen deutlich, daß der Fruchtkörper des Champignons sowohl ziemlich hoch differenziert, als ein von frühem Entwicklungsstadium an in ganz bestimmter Bahn sich entwickelnder einheitlicher Organismus ist. So kann ohne nähere Analyse nicht zugegeben werden, „daß die gebildeten Zellkomplexe nicht so streng an die Form gebunden sind, wie die Gewebsmassen der höheren Pflanzen", wie Penzig[1]) es meint. Denn die Begründung dieser Behauptung: in dem unregelmäßigen Verlauf der einzelnen Hyphen oder in der Fähigkeit an jedem beliebigen Punkte ein vegetatives Mycel oder einen neuen Fruchtkörper auszutreiben, kann nach unseren obigen Darlegungen nicht als stichhaltig angesehen werden, denn es wurde gezeigt, wie im ungestörten Zusammenhang die Hyphen gerade am Aussprossen gehindert werden. Wenn dann weiter „die zahlreich beobachteten Verwachsungen zwischen nahe an einander sprossenden Pilzfrüchten auf diese Art von Plastizität der stets jungen plasmareichen Gewebe zurückgeführt wird", so muß demgegenüber gerade hervorgehoben werden, wie erstaunlich selten die zumeist dicht aneinander gepreßt entstehenden jugendlichen Fruchtanlagen des Champignons mit einander verwachsen, jedenfalls viel weniger leicht, wie manche Organe höherer Pflanzen, die bei ihrer Entstehung ebenso dicht aneinander gepreßt werden.

Es muß im Gegenteil gerade als eins der am schwersten verständlichen Probleme angesehen werden, auf welche Reize hin die Hyphen der jugendlichen Fruchtanlagen an der Peripherie am Weiterwachsen gehemmt werden, und so die einheitliche Ausbildung der Gesamtform ermöglichen. Wird im ersten jugendlichen Entwicklungszustand diese Form gestört, werden kleinere Teile hinweggenommen, so sehen wir sofort in die Wunde Mycel hineinsprossen, bis die Lücke ausgefüllt ist. Dann, sowie die ursprüngliche Form wieder hergestellt ist, hören sie im Weiterwachsen auf, indem sie als nunmehrige Teile des Gesamtorganismus eine Hemmung erfahren. Diese Hemmung wird dann späterhin unterstützt durch die morphologische Ausbildung der Hyphen als Oberhauthyphen, deren voraussichtliche Bildungsbedingungen oben erörtert wurden. Unter dem gleichen Gesichtspunkte ist dann auch das Verhalten derjenigen Hyphen zu betrachten, die ohne mehr zu einer

[1]) Penzig, Pflanzenteratologie II.

eigentlichen Oberhautbildung befähigt zu sein, dennoch sehr schnell an der Oberfläche ihr weiteres Wachstum einstellen und kollabieren. — Während also an der Einheitlichkeit des sich entwickelnden Fruchtkörpers nicht zu zweifeln ist, wird noch näher zu präzisieren sein, in wie weit auch die Entwicklung der einzelnen Teile in bestimmten vorgeschriebenen Bahnen verläuft, oder nur der Zusammenhang mit dem Gesamtorganismus für sie eine Wachstumshemmung darstellt. Für die Hutentwicklung könnte es möglich sein, daß nach seiner Anlage, jeder Teil des jugendlichen Hutes nur den Hutteil zu erzeugen imstande wäre, der aus ihm bei der normalen Hutentwicklung entsteht. Es könnte auch die bei der normalen Hutentwicklung vorherrschende radiäre Wachstumsrichtung in einer bestimmten Determination des Hyphengewebes begründet sein. — Die Ergebnisse der Regenerationsversuche zeigen nun, daß im sich entwickelnden Hut eine derartige Determination nicht besteht, vielmehr bei Aufhebung des Zusammenhanges, bei Fortnahme eines Hutteils die Größenzunahme der wachsenden Teile gleichmäßig nach allen Richtungen, also auch jetzt tangential in die entstandenen Lücken hinein, wenn auch stets in der ursprünglichen Ebene des Hutes, erfolgt. Es besitzt also jeder wachsende Hutteil an und für sich die Fähigkeit und das Bestreben, sich nach allen Richtungen, sowohl in radialer wie in tangentialer, gleichmäßig auszudehnen, sie kann aber nur dann zum Ausdruck kommen, wenn der Zusammenhang aufgehoben ist. Hierdurch werden, wie wir sahen, immer die Wundränder zusammengeführt, der Hut abgerundet, und das Regenerat nähert sich immer mehr der normalen Gesamtform. — In ähnlicher Weise muß auch jedem Teile des Stiels in sehr jugendlichem Zustand ein selbständiges Wachstumsvermögen nach allen Richtungen zugewiesen werden, denn nur so erscheint es verständlich, daß, wie sich bei einer Spaltung des fortwachsenden Stiels einer *Collybia tuberosa* ergab, beide Teile sich völlig abrunden (Taf. VIII Fig .6), resp. bei etwas älteren Stadien beim Champignon die Wundfläche immer mehr und mehr ausgeglichen wird.

Es liegt sehr nahe, in diesen Fällen die Wachstumshemmung im normalen Zusammenhang einfach in dem mechanischen Widerstand zu sehen, den bei einem sich randwärts vergrößernden radiären Organe die Teile einem tangentialen Wachstum entgegensetzen. Es wurden aber andere Regenerationserscheinungen angeführt, bei denen das gesteigerte Wachstum nach Aufhebung des Zusammenhangs unmöglich der Beseitigung eines mechanischen Widerstandes zugeschrieben werden kann, sondern bei denen nur die Stellung im System des Gesamtorganismus als Wachstumshemmung gewirkt hatte. Wir sahen auf Radialschnitten durch den Hut die in der Nähe der Wunde gelegenen Lamellen weit über das normale Maß hinaus wachsen, sodaß sie sich über die Wunde hinauswölbten, wir sahen aber weiter, wie auf der der Wunde zunächst gelegenen Lamelle sekundär ein ganzes Netz neuer senkrecht auf ihr stehender Hymenialerhebungen gebildet werden kann. Die Wachstumshemmung, die von dem Gesamtorganismus ausgeht, ist in der Nähe der Wunde augenscheinlich so geschwächt, daß die Wachstumsenergie der einzelnen Teile, die ihnen im Gesamtentwicklungsplane vorgezeichnete Grenze überschreitet, oder, um mit Roux im Bilde zu reden, beim „Kampf der Teile im Organismus“ sind die der Wunde zunächst gelegenen in der Übermacht, da sie nur in einer Frontrichtung zu kämpfen haben.

Es kann aber noch auf andere Weise, als durch Hinwegnahme einzelner Teile eine Störung in dem harmonischen Gleichgewicht der normalen Fruchtkörperentwicklung zustande kommen, nämlich dann, wenn nur ein bestimmter Teil durch irgend welche Einflüsse in seiner normalen Wachstumsintensität gehemmt wird, und die nicht geschädigten Teile eine um so höhere Aktivität entfalten. Beim Champignon konnte hierfür allerdings nur das eine Beispiel angeführt werden, daß bei mechanischer Hemmung der Hutentwicklung der Stiel korrelativ sehr stark in die Länge wächst. Der Fall erfordert aber deshalb ein besonderes Interesse, weil bei anderen Pilzen, bei denen die Hutausbildung durch Lichtmangel gehemmt wird, auch zugleich eine Überverlängerung der Träger eintritt. Klebs nennt dies eine notwendige Folge und fügt hinzu, daß nach seinen Erfahrungen stets eine solche Überverlängerung der Träger einträte, wenn eine für die Fruchtreife notwendige Bedingung fehle, z. B. Mangel an Transpiration, oder in nicht genügendem Grade wirksam sei. So hat Reinke[1]) sicherlich Recht, wenn er für die im Dunklen entstehenden geweihartigen Bildungen von *Lentinus lepideus*, die bei Lichtzutritt an allen ihren Spitzen sofort normale Hüte bilden, annimmt, daß diese für die Biologie des Pilzes sehr wichtigen Anpassungen unmöglich durch Selektion entstanden sein könnten, für deren Wirksamkeit hier eine Fülle von Zufälligkeiten vorausgesetzt werden müßte. Wenn er aber dann meint, eine Kausalerklärung sei nicht möglich, sondern es bliebe nur eine finale übrig und hier läge ein Fall vor, wo das Pflügersche Gesetz der teleologischen Mechanik zu Recht bestehe, der zweckmäßigsten Sicherung der Existenz, so erscheinen nach unsern Auseinandersetzungen seine Schlüsse zu weitgehend. Vom Selektionsstandpunkt aus kann es vielmehr als wahrscheinlich angesehen werden, daß die ursprünglich ohne finale Tendenz oder Anpassungsmerkmal durch kausale Gründe notwendige Überverlängerung des Stiels bei Hemmung der Hutausbildung bei *Lentinus*, schwächer z. B. bei dem oft sehr stark überverlängerten Stiel von *Hypholoma fasciculare*, dadurch „zweckmäßig“ geworden ist, daß immer diejenigen Hüte zur Sporenausstreuung gelangten, bei denen die Verlängerung, resp. die sich in der Verzweigung dokumentierende Neubildung von Anlagen im Dunklen möglichst lange dauerte, bis sie schließlich am Licht den Hut zur Ausbildung brachten.

Während so bei der Ausdifferenzierung des Fruchtkörpers die Form nur durch komplizierte Hemmung der einzelnen Hyphenelemente ebenso wie der ganzen Gewebekomplexe möglich ist, sind beim Schluß der Ausdifferenzierung beim Beginn des Streckungsstadiums alle Gewebeteile determiniert. Bei der Beschreibung der einzelnen Veränderungen wurde ausführlich der Nachweis erbracht, daß bis ins Einzelne die Streckungsvorgänge der einzelnen Teile denjenigen entsprechen, die sie auch im ungestörten Zusammenhang im Gesamtorganismus erfahren hätten, und daß die geringen Abweichungen vom normalen immer nur graduelle Unterschiede sind. Die Erscheinung der „Notreife“ zeigt aber, daß schon sehr früh gleiche Unterschiede in der Dehnungsfähigkeit bei Wasseraufnahme vorhanden sind. Es zeigt sich zugleich häufig ein weiterer spezifischer Unterschied der Gewebeformen in der Intensität, mit der sie das Wasser und die Nährstoffe anzuziehen imstande sind. Es

[1]) Reinke: Über Deformationen von Pflanzen durch äußere Einflüsse. Bot. Zeit. 1904

läßt sich deutlich verfolgen, wie hierbei der Hut dem Stiel das Wasser und das aufgespeicherte Nährmaterial entzieht, sich so aufspannt und meist noch die Basidiosporen zur Ausbildung bringen kann. Auch bei dem normal ausgereiften in der Streckungsperiode befindlichen Fruchtkörper läßt sich leicht beobachten, wie alles Wasser erst aus dem Stiel, dann aus dem Hut in die Lamellen geführt wird. So findet auch die Vertrocknung bei Wassermangel nicht gleichzeitig statt, vielmehr verliert zuerst der Stiel das Wasser, dann die obere Schicht des Hutes, die Vertrocknung geht dann im Hut immer weiter nach unten und die Lamellen sind diejenigen Elemente, welche bis zuletzt turgescent bleiben. Ein gleiches Verhalten kann beim Champignon jeden Entwicklungsstadiums beobachtet werden, der vom Substrat losgelöst und noch einige Zeit weiter kultiviert wird. — Es wäre diese Erscheinung vielleicht zu vergleichen mit dem eines fortwachsenden abgebrochenen Sedumstückes, das seinen älteren Teilen das Wasser bis zur Vertrocknung entnimmt. — So mag hier auch noch einmal im Zusammenhang daran erinnert werden, daß den embryonalen Geweben neuer Anlagen augenscheinlich eine größere Anziehungskraft innewohnt, denn bei ihrer Entstehung, sei es am Mycel des Substrates, sei es am Fruchtkörper selbst, wachsen die stark geschädigten Hutanlagen nicht weiter, und der großen Reproduktionskraft der Hutpilze mußte ja gerade zugeschrieben werden, daß ihr Regenerationsvermögen vielfach nicht zum Ausdruck gelangt.

Es ist weiterhin zu fragen, ob zwischen der Bildung der einzelnen Gewebeelemente des Hutkörpers eine Beziehung aufzudecken ist. Wir sahen bereits, daß bei der Gewebedifferenzierung des Vegetationsrandes die Hymenialhyphen von ausschlaggebender Bedeutung sind. Es besteht nun aber auch eine Beziehung zwischen dem Wachstum des Hutfleisches selbst und der Anwesenheit des Hymeniums. Es wurde beschrieben, wie nur dann der Hut an der Wundfläche normal in radialer Richtung weiter wächst, wenn neue Hymenialerhebungen auf der Wundseite entstehen, dagegen augenscheinlich eine Wachstumsverzögerung gegenüber den anderen Hutteilen eintritt, wenn eine solche Neubildung nicht stattfindet. Auch in diesem Falle ist wie bei Neubildung des Vegetationsrandes das Hymenium das wachstumserregende Element, während umgekehrt das Wachstum der Hymenialerhebungen vom Wachstum des Hutfleisches unabhängig ist, denn wir sahen die Lamellen bei Aufhebung der Hemmung sowohl über das normale Maß wachsen, wie sogar auch selbst neue Hymenialerhebungen bilden. — Diese relative Unabhängigkeit für die Bildung der Hymenialschicht ist sicher die Vorbedingung für die mannigfaltigen Regenerationserscheinungen, die uns bei seiner Neubildung entgegengetreten sind. Sie ermöglichen auch etwas tiefer in die Gesetze seiner Formbildung einzudringen.

Als wichtige Regel kann gelten, daß die Erhebungen stets senkrecht zur regenerierenden Hymenialfläche gebildet werden, ohne Rücksicht auf die Lage zum Hut oder die Lage im Raum. Die die Erhebungen produzierenden Hyphenbündel werden also veranlaßt, sich senkrecht zur Embryonalfläche zu erheben; da dies die Richtung des geringsten Widerstandes ist, so kann dies vielleicht als notwendige mechanische Folge angesehen werden. — Dort wo typische Lamellen reproduziert werden, kann weiter eine bestimmte Stellungsregel abgeleitet werden: die Lamellenrichtung stellt sich immer senkrecht zu der der Wunde angrenzenden Hymenialschicht ein. (Vgl. z. B. Fig. 1 u. 2 Taf. XI). Wie festgestellt wurde, erfolgt

Lamellenbildung dann, wenn die Hymenialbildung im Anschluß an die alte Hymenialschicht über die Wunde langsam fortschreitet, resp. geht sie dann aus dem unregelmäßigen Verlauf in die Lamellenbildung über, wenn die successive Bildung einsetzt. Wir können also auch sagen, die Lamellen liegen stets parallel der Wachstums richtung der Hymeniumneubildung. So erscheint es auch verständlich, daß, wenn auf den Lamellen selbst neue Hymenialerhebungen in Lamellenform entstehen, diese senkrecht zu der die Neubildung produzierenden Lamellen stehen; entsprechend der Wachstumsrichtung des Breitenwachstums der Lamelle geht die neu gebildete Lamelle in der Richtung von der Basis zur Schneide der alten. — Diese senkrechte Wachstumsrichtung des Regenerats zur Wundfläche findet sein Analogon in der für die tierische Regeneration zuerst von Barfurth nachgewiesenen Regel, daß das Regenerat anfänglich stets senkrecht zur Wundfläche orientiert ist. Für unsern Fall scheint diese Wachstumsrichtung die notwendige Konsequenz einfachster mechanischer Bedingungen zu sein, als einzige Möglichkeit einer sich vergrößernden Embryonalzone, auf die keine anderen richtenden Kräfte einwirken. So vermag ich auch nicht Tornier[1]) zu folgen, der jüngst für die tierische Regeneration eine komplizierte Reizerscheinung für diesen Vorgang zu folgern scheint, indem er annimmt, daß in den der Wunde zunächst gelegenen Zellen die Symmetrieebene der Kerne eine Umregulierung erfahren müsse.

Soweit sich eine Regel wie die verschiedenen Formen der Erhebungen auf der regenerierenden Hymenialfläche als unmittelbarer Ausdruck der tatsächlichen Vorgänge ableiten ließ, ist dies zum Vorteil der Einheitlichkeit der Darstellung bereits bei der Schilderung der Hymeniumneubildung am verletzten jugendlichen Fruchtkörper geschehen. Es konnte festgestellt werden, daß im jugendlichen Champignonfruchtkörper, wie es der Augenschein lehrt, die regenerierende Hymenialfläche überall gleichmäßig zur Produktion von Erhebungen befähigt ist, und nur Zufälligkeiten entscheiden, welche Punkte sich zum Zentrum einer Anlage ausbilden, und daß die Anlagegröße einen konstanten meßbaren Wert besitze. Daraus folgt, daß am fortwachsenden Vegetationsrand sich dort dann eine Anlage einschiebt, wenn die entstehende Lücke die genügende Größe erreicht hat, und es muß dann, wie es tatsächlich der Fall ist, die Neuanlage die benachbarten unmittelbar berühren. Geschieht die Bildung simultan, folgt dagegen wie es wiederum den tatsächlichen Umständen entspricht, daß die Neubildungen sich nicht zu berühren brauchen, die Anzahl der Anlagen auf einer bestimmten Größe demgemäß eine geringere ist und desto größer wird, je mehr die Bildung eine succedane wird. Nur bei dieser kann die morphologische Eigenschaft der Erhebungen zum Ausdruck kommen, in der Wachstumsrichtung der Hyphen an der Basis fortzuwachsen, während bei simultaner Bildung die Hydnum- und Irpexähnlichen isolierten Erhebungen vorherrschen müssen. — Findet aber die Neubildung der Hymenialerhebungen in älterem Stadium statt, haben die Erhebungen anscheinend gleich bei ihrer Anlage eine etwas größere Breite, die jedoch nie die Breite normaler Anlagen überschreitet. Diese Erhebungen berühren sich nicht mehr, dennoch stehen sie immer in ziemlich regelmäßigen Abständen von einander. Hier muß also ein neuer morphologischer Faktor für die Bildungsregel

[1]) Tornier, Sitzungsber. d. Gesellschaft der naturforschenden Freunde 1906 p. 58.

hinzukommen, der die Entfernungen reguliert. Ein Vergleich mit dem sich normal entwickelnden Fruchtkörper dürfte auch hier zum richtigen Verständnis führen. Bei der Weiterentwicklung der Fruchtkörper werden die Anlagen auseinander gezogen, sodaß die Zwischenräume die Anlagebreite um ein Vielfaches übertreffen. So könnte man denken, daß die zwischen den Lamellen liegende auch mit Hymenium überzogene Hutunterseite hätte die Befähigung zur Neubildung verloren. Denken wir aber daran, wie sogar, bei Lostrennung aus dem Verbande, Lamellen neue Hymenialerhebungen bilden können, muß vorausgesetzt werden, daß in diesem Entwicklungsstadium die Lamellen nur eine Hemmung ausüben, daß mit anderen Worten in diesem Stadium ihr Geltungsbereich weiter geht als ihre Anlagegröße. So würde dann in entsprechender Weise bei Neubildung in einem älteren Stadium der regenerierenden Hymenialfläche gleichfalls der Geltungsbereich einer Anlage ihre eigene Größe überschreiten, aber dennoch eine meßbare Größe betragen, nämlich die Hälfte der Entfernung der Mittelpunkte der neuentstehenden Anlagen. Müssen wir uns auch vorläufig mit der einfachen Feststellung dieser Tatsache begnügen, ohne einen weiter zurückliegenden sicheren Kausalnexus aufdecken zu können, fordert doch das verschiedene Verhalten der Neubildungsflächen jugendlicher und älterer Entwicklungsstadien in der Produktion von Organerhebungen, die wir beide als morphologisch gegebene Eigenschaften mit der normalen Entwicklung in Parallele setzten, zu einer weiteren Analyse heraus. — Den Weg hierzu glaube ich in Erscheinungen zu sehen, die bei Kulturen von Schimmelpilzen auf Nährsubstrat häufiger aufzutreten pflegen. Es bilden sich, wenn das Mycel sich von der gekeimten Spore im Kreise verbreitet, öfters in ganz regelmäßigen Abständen Zonen aus, die abwechselnd von vegetativen und fruktifizierenden Hyphen gebildet werden und sich daher oft durch ihre Farbe deutlich unterscheiden. Sie sind nach meinen Beobachtungen, die fortgesetzt werden sollen, von äußeren Einflüssen wie Licht und Dunkelheit, Tag und Nacht und Wärmeunterschieden gänzlich unabhängig. Die Periodizität ihrer Bildung muß also von den Wachstumsbedingungen des Pilzes selbst abhängen. — Klebs weist zur Erläuterung der Hexenringe auf die gleichförmige ringartige Anordnung der Fortpflanzungsorgane z. B. auf die hübsche Abbildung von *Volutella ciliata* bei Werner hin und gibt hierfür folgende, wie mir scheint zutreffende Erklärung, die auch ohne weiteres auf die Zonen der typischen Schimmelpilze übertragbar ist, wenn er auch, soweit sich ersehen läßt, diese Erscheinungen dabei nicht vor Augen gehabt hat. „Bei sehr einfachen Conidienträgern breitet sich der Fortpflanzungsprozeß in dichter kreisförmiger Masse aus. Wenn aber das Fortpflanzungsorgan infolge seines stärkeren Nahrungsbedürfnisses das umgebende Medium in Anspruch nimmt, so kann sich erst in einiger Entfernung eine neue Fruchtanlage ausbilden. Bei der gleichmäßig gleichförmigen Anlage der ersten Fruchtanfänge müssen die nächsten daher im weiteren Ringe entstehen, es bilden sich die charakteristischen Zonen aus. Diese sind um so weiter von einander entfernt, je größer das Nahrungsbedürfnis der Früchte ist“ (p. 100). Logischerweise läßt sich aber auch letzterer Satz umkehren, und wir können sagen: je geringer die gebotene Nahrung, desto weiter müssen die Fruktifikationszonen von einander entfernt sein. Die Parallele mit der Bildung der Erhebungen auf der Neubildungsfläche liegt auf der Hand. Der jugendliche mit reichlichen Nährstoffen versehene Fruchtkörper

vermag dicht gedrängt die Erhebungen hervorzubringen, der ältere verhältnismäßig nahrungsärmere kann nur Erhebungen produzieren, die aus einem viel größeren Bereich, dem „Geltungsbereich" der Anlage, wie wir es nannten, ihre Nahrung entnehmen müssen, die Anlagen berühren sich nicht mehr, und die Zonen der Erhebungen wechseln mit denen ohne Erhebungen ab. — Es braucht wohl kaum ausdrücklich betont zu werden, daß diese Ausführungen nur den Weg weisen sollen, auf dem die auf den ersten Blick völlig unverständlichen Verschiedenheiten der Anordnung der Hymenialbildungen in verschiedenen Entwicklungsstadien dem Verständnis näher geführt werden. Zumal soll nicht etwa behauptet werden, daß der Mangel ganz bestimmter Nährstoffe oder auch nur ein Nahrungsmangel ganz allgemein die unmittelbare Ursache weniger zahlreicher Bildungen ist, vielmehr könnte vielleicht als näherer Zusammenhang auf die verschieden starke embryonale Befähigung der Hyphen hingewiesen werden, wie sie sich in der geringeren Fähigkeit zum Aussprossen ergab. Hier sollte nur gezeigt werden, wie die Verschiedenheit eines einzigen meßbaren Faktors genügen könnte, derartige Verschiedenheiten in der Stellung direkt hervorzurufen. — Daß aber in der Tat der Mangel eines bestimmten Stoffes für die Anzahl der gebildeten Organe von großer Bedeutung sein kann, scheint aus den Untersuchungen hervorzugehen, die Driesch über die Zahlenverhältnisse der sich regenerierenden Tentakel bei *Tubularia mesembryanthemum* angestellt hat. Die Zahl ihrer Tentakel nimmt bei wiederholter Regeneration ständig ab, und ist in gleicher Weise geringer, je weiter der Schnitt vom Kopfende entfernt geführt wird. Driesch will hierfür nun ganz speziell die Quantität einer gewissen roten Substanz verantwortlich machen, je mehr von ihr vorhanden, desto mehr Tentakel sollen gebildet werden. —

Schon aus der Verschiedenheit dieser Objekte ergibt sich, daß ähnliche Betrachtungsweisen zum Verständnis der verschiedenartigsten periodisch erfolgenden morphologischen Bildungen dienen und zumal die auftretenden Verschiedenheiten und Abweichungen der Analyse zugänglich machen können. — Keine periodische Neubildung von Organen hat von jeher die Botaniker mehr interessiert, als die Neubildung der Blattorgane am fortwachsenden Vegetationspunkt der höheren Pflanzen, die in gleicher Weise ausgezeichnet sind durch die Regelmäßigkeit ihrer Bildung, wie die Kompliziertheit der resultierenden Stellungsfigur. — Ihre Ausdeutung ist in zweierlei Richtung vorgenommen worden; die einen sehen darin einen nicht weiter analysierbaren durch innere Struktur bedingten Regulationsvorgang, z. B. im schraubenlinigen Wachstum der Schimper-Braunschen Theorie, der den mehr oder weniger aus biologischen Rücksichten zweckmäßigen Bauplan der Pflanze realisiert, die anderen, das sind Hofmeister und zumal Schwendener und seine Schule, ziehen analysierbare mechanische Faktoren für die Anordnung der Anlagen beim Entstehen und Weiterwachsen als wesentlich in betracht, wobei es Schwendener besonders darauf ankam, eine mechanische Erklärung für die in vielen Fällen so auffallende Annäherung der Divergenz an den Grenzwert der gegebenen Reihe aufzufinden. — Gegen denjenigen Teil der Schwendenerschen mechanischen Theorie der Blattstellung, der sich mit der Erklärung des Zustandekommens der ursprünglichen Stellung, also der gesetzmäßigen Anordnung der Neubildungen am Vegetations-

punkt beschäftigt, sind nun in letzter Zeit zumal von Vöchting und Winkler[1]) wesentliche Einwürfe gemacht worden, die ihr Gewicht darauf legen, nicht sowohl die zahlreichen zugunsten dieses Teiles der mechanischen Theorie sprechenden Beobachtungstatsachen in Zweifel zu ziehen, als vielmehr an der Hand einzelner Fälle kritisch die Allgemeingültigkeit der für die Theorie notwendigen morphologischen Voraussetzungen einer Untersuchung zu unterziehen. Winkler kommt dabei zu dem Resultat, daß es nicht möglich sei, aus den gegebenen morphologischen Werten der Anlagegröße und Form und dem unmittelbaren Anschluß an alte Anlagen die gesetzmäßigen Stellungen und ihre Änderung zu erklären, daß somit die mechanische Blattstellungstheorie auf unhaltbarer Voraussetzung aufgebaut sei, vielmehr die Ortsbestimmung der Neuanlagen vorläufig nicht näher analysierbare Korrelations- und Vererbungsfaktoren bewirken. Gelänge es nun nachzuweisen, wie im folgenden ganz kurz und mehr andeutungsweise versucht werden soll, daß bei einer so ganz anders wie die höheren Pflanzen organisierten Pflanze, dem Champignon, die morphologischen Voraussetzungen, die zu einer wohl einwandsfreien mechanischen Ausdeutung der ganz verschiedenartigen Stellungen der Hymenialerhebungen dienten, dieselben sind, durch die nach der mechanischen Blattstellungstheorie notwendigerweise die komplizierten Stellungsverhältnisse sich erklären lassen, wäre für ihre Bedeutung eine weitere wesentliche Stütze gewonnen. — Die Ähnlichkeit beider Vorgänge ist sehr weitgehend, hier wie dort bestehen Neubildungsflächen, auf denen gleich große Organe in bestimmten Beziehungen zu einander gebildet werden. — Wenn nun, wie Schwendener behauptet, der Ort der Neuanlage eines Blattes ganz allgemein bestimmt wird, durch ihre Größenverhältnisse, durch unmittelbaren Anschluß an vorhergebildete Organe am acropetal wachsenden Vegetationspunkt, so wird wie Winkler mit Recht ausführt, implicite behauptet, daß eine gewisse Zone des Vegetationskegels gleichmäßig zur Ausbildung der Anlagen befähigt sei. Dem widerstreitet nun aber Winkler auf Grund zumal folgenden Befundes: Beim Übergang der Stellung von zweigliedrigen zu dreigliedrigen Quirlen bei *Scrophulariaceen (Linaria purpurea)* kommen öfters Übergangstypen vor, bei denen eine weite Lücke am Vegetationspunkt von Anlagen unbesetzt bleibt. Die Entgegnung Leiserings[2]) (p. 468,) daß die Lücke für die gegebene Größe der Organe nicht den genügenden Platz darbietet, wird von Winkler bestritten (1903 p. 534) und behauptet, daß es ein Stadium gäbe, wo die jugendliche Anlage sogar kleiner sei, wie die nicht besetzte Lücke. Schwendeners Entgegnung (1901 p. 59) weist auf diejenigen Fälle hin, bei denen die verschiedenartige Gruppierung der rasch kleiner werdenden Anlagen in den Lücken der vorhandenen größeren gänzlich unverständlich erscheine, wenn man nicht annimmt, daß an und für sich beliebige Punkte der Bildungszone zu Anlagezentren zu werden vermögen. — Einwandsfrei wäre nun in der Tat nur der Beweis erbracht, wenn es gelänge, experimentell zu bewirken, daß am Vegetationspunkt eine so große entwicklungsfähige Neubildungszone entstände, daß gleich-

[1]) Vöchting: Über den Sproßscheitel der *Linaria spuria*. Jahrb. f. wiss. Bot. 38. 1902. Winkler: Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I und II. Jahrb. f. wiss. Bot. 36. 1901 u. 38. 1903.

[2]) Leisering: Winklers Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 37. 1902. Schwendener: Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzber. d. kgl. preuß. Acad. d. Wiss. 1901.

zeitig mehreren Anlagen nach der Spitze zu entständen, und es dürfte in diesem Falle eine regelmäßige Stellung nicht zustande kommen. Dieser Fall, der für einen Vegetationskegel bisher nicht erzielbar, konnte nun für den Champignon hergestellt werden. Während normalerweise ähnlich wie beim Vegetationspunkt ganz regelmäßig die neuen Lamellen am fortwachsenden Rande in den Lücken zwischen den alten angelegt werden, entstand bei dem Regenerationsvorgang eine ganze Neubildungsfläche, und auf ihr entstehen nun den normalen etwa gleich große Anlagen, aber ganz ordnungslos nebeneinander. So mußte geschlossen werden, daß an und für sich der fortwachsende Vegetationsrand überall zur Neubildung befähigt sei, keine vorgezeichneten Bildungszentren vorhanden wären, vielmehr der Ort der Neubildung durch die alten Anlagen bestimmt werde, also die gleiche Voraussetzung, die für den Vegetationskegel von der mechanischen Theorie gemacht wird.

Der weiter gegen die mechanische Theorie erhobene Einwurf betrifft die Größe der Blattanlagen. Schwendener behauptet, daß die relative Größe der Anlagen, d. h. das Verhältnis derselben zum Gesamtumfang des Stengels für gleichnamige Organe eines Sprosses, wie Laubblätter, Bracteen, Blüten nahezu konstant sei, und führt an, daß die Größe der Anlage das Wesentliche und nicht über ein bestimmtes Maß herausgehen oder unter dasselbe sinken könne. Demgegenüber will Winkler kurz gesagt nachweisen, daß die Größe eine sehr schwankende und ebenso gut sekundär durch den Ort, an dem sie aus nicht näher analysierbaren Vererbungsgründen entstehen soll, bedingt sein könnte. Für die Organentwicklung des Champignons sehen wir nun, daß die Größe der Organanlage eine relativ konstante, auch wenn die Anlagen ganz frei nebeneinander entstehen und nicht wie normalerweise im engen Anschluß an andere. Die Anlagegröße wächst mit dem Alter des regenerierenden Entwicklungsstadiums des Pilzes, ohne jedoch auch hier über das normale Maß der weiter gewachsenen Hymenialerhebungen herauszugehen. Daraus ist zu folgern, daß, wenn auch bei höheren Pflanzen gleichsinnige Organe nach dem verschiedenen Entwicklungs- und Ernährungszustand der speziellen tragenden Achse in ihren Anlagegrößen Schwankungen unterworfen sind, dies noch nicht als durch den speziellen Ort der Entstehung hervorgerufen angesehen zu werden braucht. —

Der weitere Einwand richtet sich gegen die Behauptung, daß die Organe in unmittelbarem Anschluß an einander entstehen. Nachdem bestimmte Fälle aufgedeckt waren, in denen bei der Entstehung der Anlagen dieselben sicherlich nicht in unmittelbarem Kontakt stehen, hatte Schwendener den Anschluß oder Kontakt in folgendem Sinne definiert: „Die Bildungszentren der jüngsten Anlagen zeigen dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren. Jede Anlage entspricht also einer gewissen Area, einem bestimmten Entwicklungsfeld, das sie im Verlauf ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls völlig beanspruchen. Zieht man nun die Grenzlinie zwischen den mikroskopisch erkennbaren Bildungsherden der neuen Anlagen, gleichviel, ob in Gestalt eines Polygons oder eines Ovals, so zeigt sich, daß die Figuren sich ganz so an die vorhergehende anschließen, wie die in geschlossener Ordnung vorspringenden Höcker.“ Mit anderen Worten, es wird behauptet, die Area wirke mechanisch wie eine wirkliche Anlage, während Winkler nicht einzusehen vermag, auf welche Weise sie

mechanisch wirksam sein sollte. — Die Neubildungsform des Hymeniums, wie ihre Zahlenverhältnisse ließen sich bis in ihre Einzelheiten, durch die Annahme eines Geltungsbereiches erklären, das sofort in Wirksamkeit tritt, wenn auf der undifferenzierten Neubildungsfläche, sich irgend ein Punkt als Anlagezentrum herausdifferenziert, und wir sahen weiter, wie in diesen jugendlichen Entwicklungsstadien das Geltungsbereich sich mit der Größe der späteren Anlage deckt, also vollkommen von ihr ausgefüllt, aber nicht überschritten wird. Demgemäß können die Anlagen sich hier berühren, resp. müssen sich dort berühren, wo, wie an dem fortwachsenden Vegetationsrand langsam Lücken gebildet werden, in denen sich dann eine Anlage entwickelt, wenn die Lücke eine genügende Größe erreicht hat. — Es sind aber auch am Vegetationskegel höherer Pflanzen Fälle bekannt geworden, bei denen es zweifelhaft, ob überhaupt in irgend einem Entwicklungsstadium ein unmittelbarer Anschluß an die vorhergehenden Organe feststellbar ist, und die dennoch in regelmäßigen spiraligen Stellungen gebildet werden: bei ihnen würde also die Anlage ihre Area im Verlaufe der Ausgestaltung nicht völlig ausfüllen. Auch hierfür scheint nun in der Bildung der Hymenialerhebung bei Neubildung in älteren Entwicklungsstadien ein bemerkenswertes Analogon gegeben zu sein. Hier sehen wir die Anlagen in regelmäßigen Abständen von einander sich bilden, ohne daß vernünftigerweise behauptet werden könnte, der Ort der Entstehung wäre durch irgend einen Bauplan vorher bestimmt. Vielmehr überschreitet hier der Geltungsbereich der Anlage ihre wirkliche Größe, und es läßt sich nicht einsehen, warum nicht in ähnlicher Weise in den seltenen Fällen auch am Vegetationspunkt die von den Anlagen ausgehende Hemmung die Größe der wirklich gebildeten Anlage überschreiten sollte, und genau so als Anschlußfigur wirken sollte, wie ein Entwicklungsfeld nach der strengeren Schwendenerschen Definition. Im übrigen ist es in diesen Fällen noch immerhin sehr wohl möglich, daß nur hier die Streckung des Mutterorgans früher einsetzte, als die Anlage die Größe ihres Entwicklungsfeldes erreicht hat. — Daß aber, wenn die Allbefähigung des Vegetationspunktes, die Größe der Anlage und der unmittelbare Anschluß als morphologische Tatsachen gegeben sind, sich dann die Blattstellungen nach den bekannten Reihen mit derselben Notwendigkeit ergeben müssen, mit der sich beliebige andere Körper, Kugeln, Pappschachteln etc. zu denselben Reihen anordnen, wenn man sie in geeigneter Weise übereinanderschichtet, wird auch von den Gegnern der mechanischen Blattstellungstheorie nicht bestritten. (Winkler.)

Etwas ganz anderes ist es, welche Faktoren für die Konstanz der Größe der Anlagen inbetracht kommen, ob sie sich gleich bei der Entstehung berühren, ob sie sich anfangs nicht berühren und erst später das Entwicklungsfeld ausfüllen, oder vielleicht auch manchmal nicht auszufüllen imstande sind. Wie die zahllosen beschriebenen Fälle zeigen, ist allerdings im embryonalen Gewebe des Vegetationskegels die Berührung fast stets eine unmittelbare. So lag es nahe, wie besonders von Leisering des näheren erläutert wird, Spannungsverhältnissen im Scheitel eine ausschlaggebende Bedeutung beizulegen, und die Anlagen dort hervortreten zu lassen, wo die geringsten Oberflächenwiderstände vorhanden wären. Es ist sicherlich möglich und sogar wahrscheinlich, daß dieser Faktor auch von Bedeutung ist, zumal da in anderen Fällen ein von außen ausgeübter Druck als die Organbildung

hemmend nachgewiesen werden konnte. Es ist aber ebenso gut möglich und für viele Fälle wahrscheinlich, daß die Größe der Anlage, resp. ihr Geltungsbereich, von irgend welchen ganz anderen morphologischen Faktoren abhängt, ebenso, wie wir sahen, in welchen Dimensionen mit zunehmendem Alter des Champignons das Geltungsbereich der einzelnen Anlage wächst. Und es wurde am Beispiel der Zonen der Pilzkulturen gezeigt, wie etwa Ernährungsverhältnisse genügen könnten, bei solchen periodischen Neubildungen erhebliche Größenunterschiede hervorzubringen. — Die einwandsfreie Aufdeckung irgend eines dieser Faktoren in jedem gegebenen Falle, mag es nun im äußeren Druck, meßbarer innerer Spannung, der Quantität von Nahrungsmaterial im allgemeinen, oder eines bestimmten Nährstoffes zu suchen sein, oder vielleicht nur in einer bestimmten körperlichen Masse, wird immer von hoher Bedeutung sein, und es ist das Verdienst der Kritiker der mechanischen Blattstellungstheorie, zumal Winklers und Vöchtings, gezeigt zu haben, daß nicht, wie einzelne Schüler Schwendeners es nachzuweisen versucht haben, stets ein Druck oder innere Spannungsverhältnisse die organhemmenden resp. -bildenden Faktoren sein müssen. — Es darf wohl die Hoffnung ausgesprochen werden, daß bald dem Streit um den Anschluß experimentelle Versuche folgen werden, die Größe und das Geltungsbereich der Anlagen zu modifizieren, etwa wie Weiße es unternommen hat bei Gallbildungen, die, wie durch ein in der Natur vorgenommenes Experiment der Galltiere modifizierte Größe der Neubildungszone und der Anlagen und die dadurch hervorgerufenen Stellungsänderungen einer Analyse zu unterziehen.

Normale Fruchtkörper-Entwicklung.

Die aus der Analyse der Regenerationsvorgänge abgeleiteten verschiedenartigen, das Wachstum beherrschenden Gesetzmäßigkeiten sind zur Erklärung der im ungestörten Verlauf zur normalen Fruchtkörperbildung führenden Entwicklungsvorgänge schon hier und dort im Verlauf der Darstellung herangezogen worden. Dennoch dürfte es angebracht sein, den Entwicklungsgang des Champignon-Fruchtkörpers im Zusammenhang zur Darstellung zu bringen. — Es stellte sich nämlich im Laufe der Untersuchung heraus, daß sowohl das Verhalten der verschiedenen Zellelemente bei seiner Entwicklung, als auch selbst die gröberen Vorgänge der Organentwicklung des Champignons genauerer Feststellung bedürfen. — In der Tat machen die Kleinheit der Elemente, der geringe anatomische Unterschied im mikroskopischen Bilde, ferner die Art des Hyphenwachstums in geschlängelten Linien, die sich keiner Schnittebene anpassen wollen, die Untersuchung äußerst schwierig. Wohl gelang es mir manche Unrichtigkeiten der früheren Darstellung klarzulegen, dennoch mußte auch ich manche wichtigen Punkte unentschieden lassen. — Wir besitzen über die Entwicklung der Hutpilze die grundlegende vergleichende Darstellung de Barys auf Grund eigener, Hoffmanns, Hartigs, dann besonders Brefelds u. a. Untersuchungen. De Bary[1]) unterscheidet scharf drei Typen für die Entwicklung der Hutpilze zumal in den jüngsten Stadien. Diese stimmen im wesentlichen überein mit den Unterschieden der ausgewachsenen Hüte, nämlich den Hutpilzen ohne Velum (Schleier) mit Velum partiale (Randschleier und Ring) und Velum universale oder Volva, einer den Hut im Jugendzustand ganz umgebenden Hülle. In ersterem Falle stellt der Fruchtkörper in seiner frühesten Jugend einen zylindrischen bis kugeligen Körper dar, der in seinem stets zugespitzten oberen Ende aus zarten tangential verlaufenden Hyphen besteht. Sehr bald wachsen diese Hyphen divergierend auseinander, verzweigen sich gleichzeitig reichlich, und es entsteht so ein von dem Stiel durch eine flache Ringfurche abgesetztes Köpfchen, die Anlage des Hutes. Sowohl durch interkalares Einschieben neuer Hyphen wie durch marginales Wachstum wird dann der Hut horizontal vergrößert und durch stärkeres Wachstum der nach oben liegenden Seite epinastisch nach unten gekrümmt. Auf der anfänglich glatten Unterseite wachsen bald die

[1]) De Bary: Pilze 1884

Lamellen hervor. — In dem zweiten Falle bei den mit Randschleier versehenen Formen, zu denen auch der Champignon ausdrücklich gerechnet wird, wird auf Grund der Hartigschen Untersuchung von *Agaricus melleus* und der Ausdeutung der Brefeldschen von *Coprinus lagopus* und *Ephemeroïdes* als Regel aufgestellt, daß bis zur Anlegung des Hutes auf dem Scheitel des Primordiums die Erscheinungen im wesentlichen die gleichen, wie bei den vorher betrachteten gymnokarpen Formen seien. „Dann aber treiben die oberflächlichen Hyphen des Stiels und des jungen Hutes von den Rändern der Ringfurche aus zahlreiche Zweige gegeneinander, diese vereinigen sich zu einem dicken Geflechte, welche die Furche überbrückt und als Randschleier nach außen verschließt.“ Diese für *Agaricus melleus* zutreffende Schilderung soll der Anfangspunkt einer Reihe sein, deren Endpunkt *Coprinus lagopus* vorstellt. Bei ihm ragen schon beim ersten Beginn der Hutanlage die peripherischen Stielhyphen bis zum Scheitel der jungen Fruchtkörperanlage empor, und von der ganzen Außenfläche des jungen Hutes mit Ausnahme des äußersten Scheitels streichen Hyphen hinab, um sich mit denen der Stielperipherie zum Velum zu verschränken. — Bei den mit Volva versehenen Formen soll schließlich die Hutentwicklung eine von den übrigen Agaricinen wesentlich verschiedene sein. Der Fruchtkörper stellt hier ein aus gleichförmigen Hyphen bestehendes Knäulchen dar, das anfänglich allseitig weiter wächst. In ihm werden dann Stiel, Hut, Lamellen durch Gewebedifferenzierung gleichsam herausmodelliert, also in ähnlicher Weise, wie de Bary und später Ed. Fischer die Entwicklung der Phalloideen im einzelnen studiert haben. — Da die allerjüngsten Stadien (die jüngsten von Amanita waren 1 mm groß) nicht gefunden sind, meint de Bary, daß es immerhin noch möglich wäre, daß die Volva ähnlich entstände, wie das umhüllende Velum bei *Coprinus*, das übrigens Brefeld nach seinen Untersuchungen bei *Coprinus stercorarius* als Volva betrachtet wissen will. Daß hier aber wirklich andere Prozesse stattfinden, scheint ihm aus der Bildungsart der Lamellen unzweideutig hervorzugehen. Bei ihrer Entwicklung existiert stets eine von anfang an vorhandene luftthaltige Gewebepartie zwischen ihnen, die erst im Laufe der weiteren Entwicklung verschwindet. Doch hält er es auch hier noch immerhin für möglich, daß die ersten Stadien der Entwicklung denen von *Agaricus melleus* ähneln. Vielleicht von Amanita abgesehen sieht also de Bary als das Wesentliche des Entwicklungsganges an, daß ursprünglich das Hymenium dadurch gebildet wird, daß die anfangs mehr oder weniger parallel wachsenden Hyphen sich springbrunnenartig nach unten krümmen, hierdurch die Ringfalte entsteht, die bei den angiokarpen Formen früher oder später durch sekundäre Bildungen überwallt wird. — Doch muß hervorgehoben werden, daß er immer wieder die Lückenhaftigkeit der damaligen Kenntnisse betont und in einer Anmerkung ausdrücklich anführt (p. 320): „Nach meiner früheren Angabe wäre eine weitere Intermediär-Erscheinung bei Formen mit Randschleiern vorhanden, indem der Fruchtkörper zuerst ein undifferenziertes Knäulchen darstellt, wie bei Amanita, dann an dem künftigen oberen Stielende im Innern eine enge luftführende Lücke von der Gestalt einer horizontal liegenden ringförmigen Spalte aufträte; was oberhalb dieser Spalte liegt, würde zum Hut, was unterhalb, zum Stiel, und was sie nach außen begrenzt, zum Randschleier . . . . . Für *Agaricus campestris* und *präcox* will ich sie nicht gerade aufrecht erhalten, sondern gern zugeben, daß die

Erscheinung hier überall die gleichen sind wie bei *Agaricus melleus*, und die erste Überbrückung der ursprünglich freien Hymenialfläche durch den Randschleier auch hier übersehen worden ist. Immerhin wäre die Sache noch nachzusehen.“ — Auf Grund wesentlich der gleichen Beobachtungstatsachen — also zumal seiner eigenen ausführlichen Untersuchungen der ersten Entwicklungsstadien der *Coprinus*-arten, von *Agaricus melleus,* bei dem er Hartigs Angaben voll bestätigt, und von *Amanita* — kommt Brefeld schon 1877 und weiterhin 1889 zu einer der de Baryschen entgegengesetzten prinzipiellen Auffassung des Entwicklungsganges. Er sieht das Wesentliche, von phylogenetischen Betrachtungen ausgehend, gerade in der angiokarpen Entstehung der Fruchtkörper, der Differenzierung innerhalb einer Hülle, die bei fortschreitender phylogenetischer Entwicklung immer rudimentärer wird und zu dem hemiangiokarpen Typus der mit Randschleier versehenen Formen wie *Agaricus melleus,* resp. zu denjenigen Formen führt, bei denen auch der Randschleier fortfällt. — Im Jahre 1889 erschien noch eine weitere vergleichende Untersuchung der Hutpilze von Fajod[1]), in der zum ersten Mal unter Benutzung von Färbungsmethoden auch die ersten Entwicklungsstadien einer Reihe von Pilzen untersucht sind, und die eine große Reihe von Beobachtungstatsachen enthält, die den früheren nicht entsprechen. Da die Arbeit anscheinend in der deutschen Literatur nicht die genügende Berücksichtigung erfahren hat, sie ist z. B. überhaupt nicht erwähnt in der zusammenfassenden Darstellung der Hymenomyceten in Engler-Prantl „Natürliche Pflanzenfamilien“ und sehr wenig benutzt in der von Tavel, war sie mir bis zum Schluß meiner Untersuchung unbekannt geblieben. Um so wertvoller war es mir, einen Teil meiner Resultate, die im direkten Widerspruch mit den Angaben de Barys und Brefelds stehen, hier bestätigt zu sehen, wenn sie auch an anderen Pilzspezies gewonnen wurden. — Im Verlauf der folgenden Darstellung des Entwicklungsganges des Champignons wird auf das übereinstimmende und abweichende Fajods und meiner Ergebnisse zurückzukommen sein.

Die erste Anlage des Champignon-Fruchtkörpers am Substrat erscheint in Form eines weißen, kugeligen bis länglichen Körperchens, der den zumeist etwas dickeren vegetativen Mycelsträngen aufsitzt. Er besteht aus anscheinend regellos durcheinander gewundenen gleichartigen Hyphen, die lufthaltige Zwischenräume zwischen sich lassen. Die Hyphenbreite ist dieselbe wie in den Mycelsträngen, sie schwankt um 7 μ, dagegen sind die einzelnen Zellen entschieden kürzer, 40—80 μ, während die Hyphen der vegetativen Stränge durchschnittlich 100 μ lang und noch länger sind. Eine gewisse, wenn auch nicht feststellbare Wachstumsrichtung der Hyphen von dem Anheftungspunkt am Substrat zur Spitze hin, läßt vielleicht das negative geotropische Verhalten vermuten. Sie mag auch mitwirken bei der Lage der ersten Differenzierung, die sich in der Anlage feststellen läßt, die etwa eine Größe von 1 mm erreicht hat. Es sind nämlich im Innern der Anlage in einer kugeligen, etwas ellipsoidisch in die Länge gezogenen Zone die Hyphen etwas dichter verflochten und sind etwas dünner, durchschnittlich etwa 5 μ stark. Diese Gewebepartie hat etwa den gleichen Abstand von der Spitze und der Seite der Anlage, während sie von der Anheftungsstelle durch einen größeren Zwischenraum getrennt

[1]) Fajod: Prodome d' une histoire naturelle des Agaricine's. Ann. d. sc. natur. ser. VII t. 9 u. 10.

ist. Sehr bald markiert sich innerhalb dieser Zone in ihrem oberen Viertel eine napfförmige Zone, deren Ränder nach unten zeigen. Sie ist etwa um ihre eigene Dicke von dem Scheitel und den Seiten der umhüllenden Zone reichlich verzweigter Hyphen entfernt. In dieser Zone sind die Hyphen noch dichter verflochten, im allgemeinen wohl auch noch etwas schmäler etwa 4 μ, vor allem aber treten zwischen ihnen zahlreiche sehr schmale etwa 2,5 μ breite Hyphen auf, die ebenso wie die stärkeren sehr plasmareich sind. So kommt es, daß sich auf gefärbten Mikrotomschnitten die einzelnen Zonen relativ scharf von einander absetzen (Tafel X Fig. 5). Die Höhe der Anlagen in diesem Stadium beträgt etwa 2 mm, die Breite 1,5 mm, doch ist diese, wie die im folgenden angegebenen Werte individuell sehr schwankend. — Während der folgenden Zeit wächst die Anlage etwas mehr in die Dicke, so daß die Höhe auf 2,5 mm, die Breite auf nur wenig geringer angenommen werden mag. Die napfförmige Zone mit ihren zahlreichen feinen Hyphen breitet sich jetzt bis zum Rande der inneren Gewebepartie dichter verflochtener Zellen aus, so daß die Innenschicht hier aus drei Zonen aufgebaut erscheint: einer oberen kalottenförmigen, die einer zweiten kalottenförmigen sich am intensivsten färbenden aufliegt und schließlich der untersten am wenigsten färbbaren, die den ellipsoidischen Rest der Kugel bildet. In ihm läßt sich dann wieder eine etwas stärker färbbare Mittelzone unterscheiden. (Tafel X Fig. 6). Der Innenkörper als ganzes läßt sich auch am frischen Material durch Kochen in verdünnter Kalilauge durch seine gelbe Färbung kenntlich machen. Während in diesem Stadium die Hyphen noch keine bestimmte Wachstumsrichtung erkennen lassen, vielmehr ganz regellos durcheinandergeflochten erscheinen, ist dies in dem jetzt entstehenden Stadium der Fall. Am Rand des Napfs, der sich nunmehr weiter nach außen wölbt, wachsen in ziemlich dichten Reihen die feinen Hyphen deutlich nach unten, indem sie anfänglich zwischen den dicken Hyphen hindurchwachsen, späterhin, wenn ihre Reihe durch reichliche Verzweigungen in gleicher Höhe enger geworden ist, vor sich her treiben. Gleichzeitig wird der Napf in der Mitte aufgelöst durch Hyphen, die mehr oder weniger senkrecht von unten nach oben verlaufen und die Stellen der früher sich etwas stärker färbenden Zone einnehmen, und zu gleicher Zeit hat sich der über der napfförmigen Zone gelegene Teil der oberen inneren Schicht erheblich vergrößert. Damit im Zusammenhang steht auch die deutliche Höhenzunahme der Anlage in diesem Stadium, Höhe etwa 3,0 mm, Breite 2,7 mm. (Tafel X Fig. 7). Im nächsten Stadium, Höhe 3,5 mm, Breite 3,7 mm wird die wesentliche Ausdifferenzierung beendet. Der Rand des Napfes hat sich zu einer sich scharf nach unten markierenden zusammenhängenden Schicht nach unten gestellter parallel verlaufender feiner Hyphen umgebildet. (Tafel X Fig. 8). Schließlich sehen wir unter ihr eine enge Luft führende Lücke von der Gestalt einer horizontal liegenden ringförmigen Spalte auftreten, und sind damit an den Punkt angelangt, wo, wie wir oben sahen, die anfänglichen de Baryschen Beobachtungen einsetzen. Die Spalte ist die Grenze zwischen Hut und Stiel, und aus der sie oben begrenzenden Schicht feiner parallel gestellter, nach unten gerichteter Hyphen entwickelt sich das gesamte spätere Hymenium mit seinen Lamellen. Im Gegensatz zu Hartigs und de Barys späterer Meinung sind also die Hyphen nicht die Enden von springbrunnenartig sich nach unten biegenden äußeren Hyphen, sondern die Hymenium bildende Schicht differen-

ziert sich durchaus in der innersten Zone des Fruchtkörpers. — Es kann aber auch nicht zugegeben werden, wie es Brefeld für die mit typischer Volva versehenen Formen beschrieben hat, daß die Stielbildung mit ihren langgestreckten Zellen die primäre Bildung und „an der Grenze, wo die Stielanlage nach oben in Hyphen ausgeht, eine äußerst intensive Verzweigung von Hyphen stattfindet, aus welcher der Hut hervorgeht". Vielmehr ist darin durchaus Fajod Recht zu geben, der zuerst das Gewebe des Hutes, dann das des Stieles sich bilden läßt. Auch er hat bei allen fleischigen Agaricinen immer im Innern der primären Anlage eine dunklere Zone bemerkt, die sich intensiv mit Eosin und anderen spezifisch eiweißfärbenden Farbstoffen tingierte. Er fährt fort p. 279: „Je nommerai cette couche: couche piléogène, elle affecte le plus souvent la forme d'une écuelle renversée, et se trouve immédiatement au dessous de la cuticule primordiale. Elle se forme par l'enchevêtrement plus dense des hyphés de cette région et constitue une vraie zone de végétation, comparable sous un certain point de vue à la couche calyptrogène des racines. Les hyphés qui s'y forment se ramifient et croissent en rayonnant à partir de cette zone en haut et latéralement vers la periphérie. Ils doivent, par conséquent, se faufiler au commencement entre les hyphés de cette partie du primordium, qui par ce fait même s'élargit, en forme de coussin et constitue ainsi le jeune piléus". Nach dieser Beobachtung hätte er Recht, die napfförmige Zone als „couche piléogène", hutbildende Zone, zu bezeichnen. Meine Befunde für den Champignon unterscheiden sich nun insofern von denen Fajods, als die napfförmige Zone erst innerhalb einer von der primären Oberhaut und den Hyphen der Basis unterscheidbaren kugeligen Innenzone gebildet wird, in der sie sich im wesentlichen lateral verbreitert und schließlich in der Mitte durch andere Hyphen auseinander gezogen wird. Sie ist dann diejenige Schicht, aus der weiterhin die Zellen der Hymenialschicht gebildet werden. Ich erachte es daher für angebracht, diese napfförmige Zone als „hymeniumbildende" zu bezeichnen. Als ihr besonderes Charakteristikum muß angesehen werden, daß in ihr die besonders dünnen Hyphen[1]) auftreten, die sich ständig vermehren und sich zu den feinen Hyphen zusammenlegen, die pallisadenartig im geschlossenen Ringe nach unten wachsen, schließlich die primäre ringförmige Spalte nach oben begrenzen und somit diejenigen Zellen sind, aus dem das gesamte spätere Hymenium sich ableitet. — Dies steht nun in bester Übereinstimmung mit den Vorgängen der Regeneration, bei denen wir sehen, daß sich Hymenium durchaus nur im Anschluß an altes Hymenium regenerieren kann, und wo, wenigstens im älteren Stadium, ein direktes Hinüberwachsen der hymeniumbildenden Hyphen beobachtet werden konnte. So muß man annehmen, daß hier die bestimmte Stelle der Fruchtanlage ist, an der sich diejenigen Vorgänge abspielen die allein zur Differenzierung der hymeniumbildenden Hyphen führen.

Diese Differenzierung könnte durch einen sexuellen Akt hervorgerufen sein, oder durch die Lage der Hyphen zu den andern bedingt werden. — Dagegen, daß bei der Bildung der Hutkörper irgend welche sexuellen Akte vorliegen, hat sich besonders Brefeld sehr energisch ausgesprochen. Abgesehen davon, daß es ihm nicht gelang, irgend welche Befruchtungsorgane zu entdecken, schließt er es zumal

[1]) Auch Brefeld hebt bei den ersten Stadien der Hutentwicklung bei Amanita die äußerst lebhafte Entwicklung von feinen Hyphen hervor.

aus seinen Beobachtungen, daß jede Zelle des Fruchtkörpers neu zu einem vegetativen Mycel auszusprossen vermöge, ebenso wie anscheinend jede Zelle des Fruchtkörpers einen neuen Fruchtkörper entstehen lassen könne. Und wenn er dann weiter im Unterschied hierzu auf Erfahrungen über die ungeschlechtliche Reproduktion der Moose hinweist, wo aus dem ungeschlechtlichen Moosstämmchen sich sehr leicht Protonemen entwickeln, während nur sehr schwer der Stiel der geschlechtlich entstandenen Moosseta hierzu zu bewegen ist, so kann dies als stichhaltig nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht angesehen werden. Es sind eine ganze Reihe von Fällen solcher Aposporie und im Gegensatz dazu Apogamie (Entwicklung der ungeschlechtlichen Generation aus der geschlechtlichen ohne Befurchtung) bekannt geworden, Fälle, in denen sich sogar nachweisbar die Kerne der beiden Generationen durch ihre verschiedene Chromosomenzahl unterscheiden, sodaß eine Umwandlung geschlechtlich entstandener Zellen in typisch ungeschlechtliche als Analogon wohl denkbar ist. — Gegen einen typisch sexuellen Vorgang scheinen aber die Erscheinungen der Kariogamie zu sprechen, die in der letzten Zeit, zumal von Maire und auch von Ruhland, klar gelegt worden sind. Während die Zellen des primär aus der Spore entstehenden Mycels einkernig sind, tritt an irgend einer Stelle der Entwicklung ein Doppelkern, ein Synkarion, auf, das sich fortdauernd teilt und erst bei der Bildung der Basidien unter eigentümlichen Veränderungen zu einem Kern verschmilzt. Wo der Doppelkern zuerst auftritt, ist noch nicht festgestellt, doch soll bereits das ältere vegetative Mycel ein typisches Synkarion enthalten [1]). Der Champignon ist zu näheren Studien der Kernverhältnisse im Mycel sehr ungeeignet, da hier sehr bald zahlreiche Kerne auftreten. An und für sich würde aber die Kernvereinigung in der Basidie einer vorhergehenden typischen Befruchtung nicht widersprechen, denn es sind für die Ascomyceten eine Reihe von Fällen sicher gestellt worden, bei denen eine typische Befruchtung in der ascogenen Hyphe stattfindet, aus deren Auszweigungen die Asken entstehen, in denen dennoch bei ihrer Bildung eine innere Kernverschmelzung stattfindet. — Konnte auch, wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, keine Andeutung einer basidiogenen Hyphe gefunden werden, muß nach dem Stande unserer Kenntnisse doch die Möglichkeit ihrer Mitwirkung bei der Bildung der hymeniumbildenden Zone zugegeben werden, und die Frage für weitere Untersuchungen an hierfür geeigneteren Arten offen gelassen werden.

Es ist aber ebenso wohl möglich, daß die Hyphen durch ihre innere Lage irgendwie dazu geführt werden, die feineren späterhin das Hymenium erzeugenden Hyphen zu bilden. Man könnte z. B. denken, daß eine gewisse Entfernung vom Nährsubstrat, ebenso wie eine gewisse Entfernung von der freien Oberfläche der Anlage in diesem embryonalen Zustand als reizauslösend für die Differenzierung wirksam sind, — oder man könnte auch im Anschluß an Klebs (1900 p. 98) etwa sagen, daß „die Nahrung beim Durchgang durch die älteren Mycelteile verändert sein muß.“ — Diese rein hypothetischen Möglichkeiten sollten nur zeigen, daß auch ohne Befruchtungsvorgang sehr wohl die Differenzierung spezifisch Hymenium produzierender Hyphen an einer bestimmten Stelle der Entwicklung erklärbar ist.

[1]) Zusatz: Nach S. P. Nichols soll schon sehr früh ein Doppelkern nach der Sporenkeimung auftreten. Transact. fr. the Wisconsin Acad. XV. 1904.

Die der Differenzierung der hymeniumbildenden Zone folgende Stielbildung beginnt am oberen Ende in der Mitte und schreitet nach den Seiten und nach unten zu fort und erreicht seine Grenze in der ringförmigen Spalte, während sie weiter unten noch weiter an den Rand der jungen Anlage herantritt. Der Teil der unterhalb der Spalte außen bis zu dem Stiel heranreicht, differenziert sich weiterhin zum Ring aus.

Wie nach unten zu der Anlage der hymeniumbildenden Zone erst die Anlage des Stiels folgte, bildet sich nach oben zu erst später der Hut aus, der den ganzen Teil oberhalb der ringförmigen Spalte ausmacht. Während die napfförmige Zone zu einem Ring auseinandergezogen wird, ist die Abgrenzung der ursprünglichen Innenzone nach oben zu gegen die undifferenzierten umhüllenden Hyphen immer mehr verwischt worden, das rührt daher, daß die Hyphen der Innenzone zwischen sie hineingewachsen und bis an die Oberfläche der Fruchtanlage getreten sind. Die faserige Struktur der Oberhaut des Champignons, die sich ja sonst nicht wesentlich vom übrigen Hutfleisch unterscheidet, kommt dann so zustande, daß die oberflächlichen Hyphen mehr oder weniger parallel radial von der Mitte zum Hutrande verlaufen. — Fajod hat eine entsprechende Entwicklung der Hutoberhaut für eine ganze Reihe der sich im Innern einer undifferenzierten Fruchtanlage entwickelnden Pilze feststellen können und bezeichnet diesen Typus als subangiokarp. Er ist also dadurch ausgezeichnet, daß zwischen die Hyphen der primären oberflächlichen Zone, der „Couche primordiale" von einer Innenzone Hyphen hindurchwachsen und mit ihr zusammen die Hutoberhaut bilden. Ihr gegenüber stehen die eigentlichen angiokarpen Formen, bei denen sich unterhalb der Couche primordiale eine neue eigene Hutfläche ausbildet und sich deutlich von ihr absetzt. — Bei den endokarpen Formen, so nennt Fajod diejenigen Pilze, bei denen wie bei *Amanita* die Differenzierung tief im Innern erfolgt, ist die Bildung dieselbe, wie bei den Angiokarpen. Im Gegensatz hierzu wird bei den gymnokarpen Formen, bei denen die Hymeniumbildung an der Oberfläche der Anlage stattfindet, die ursprüngliche Oberhaut des Primordiums direkt zur Hutoberfläche.

Diese verschiedenartige Entstehung der Hutoberhaut scheint nun aufs beste übereinzustimmen, mit dem, was über ihre Regenerationsfähigkeit festgestellt werden konnte (p. 115). *Russula nigricans* und *Clitocybe nebularis*, typisch gymnokarpe Formen vermögen zu jeder Zeit ihre Oberhaut neu zu bilden. Beim Champignon wird die Oberhaut neu gebildet, wenn die Verwundung in ziemlich jugendlichem Stadium erfolgt. Bei angiokarpen Formen wie *Hypholoma fasciculare,* oder endokarpen wie *Amanita*, wird die Oberhaut nicht regeneriert. Wir müssen also schließen, daß, entsprechend der Entwicklungsgeschichte, bei den gymnokarpen Formen jede an die Oberfläche gelangende Zelle des Hutfleisches zur Oberhaut werden kann, nicht anders, wie wir es im einzelnen für die Sclerotien von *Coprinus stercorarius* untersuchten, daß ferner bei den subangiokarpen Formen, bei denen die Oberhaut dadurch zustande kommt, daß von einer inneren Zone die Hyphen nach außen gesandt werden, die Oberhaut-Regeneration bis zu dem Stadium möglich ist, in dem noch solche Hyphen im Innern gebildet werden, und daß schließlich bei endokarpen Formen für die Differenzierung der Oberhaut eine komplizierte Reizwirkung vorliegt, indem sie an die spezifischen Bedingungen der endokarpen Entstehung

gebunden ist. — Auch an dem unterhalb des späteren Ringes gelegenen Teil des Stiels verwischt sich die anfängliche schwache Grenze zwischen Stiel und der umhüllenden Schicht vollständig. — An der Basis werden hier beim Dickerwerden der Anlagen immer neue Hyphen in das Substrat gesandt. An der gleichen Stelle sahen wir sowohl besonders leicht die Hyphen im flüssigen Medium aussprossen, wie beim Abtrennen vom Substrat große Mycelflocken bilden. Von Brefeld wurde schon gezeigt, daß auch bei Neubildung von Fruchtkörpern an alten an der Basis stets solche Hyphen aussprossen, so daß hierin eine zur Herbeischaffung der Nahrung sehr wichtige Organisation zu sehen ist.

Die weitere wesentliche Ausgestaltung der jungen Fruchtanlage wird durch die Umbildung der die Spalte nach oben begrenzenden Zone feiner parallel verlaufender nach unten gerichteter Hyphen herbeigeführt. Auf der anfangs glatten Fläche treten dicht nebeneinander Erhebungen auf, die in der Hauptrichtung radial nach dem Hutrande zu verlaufen, aber stets bei ihrer Entstehung kleine Unregelmäßigkeiten aufweisen, wie besonders deutlich auf einem etwas weiter entwickelten Stadium sich an der Stielseite erkennen läßt (Taf. XI Fig. 8 u. 9). Die Erhebungen haben eine durchschnittliche Größe von 0,07 mm, und es stehen etwas weniger wie 13 auf 1 mm. Diese Erhebungen sind die ersten Anlagen der Lamellen; sie wurden zuerst deutlich beobachtet bei einer Anlagegröße von etwa 7 mm Höhe und 6 mm Breite, während die Hymenialschicht eine Breite von 0,45 mm besaß. Die Verbreiterung der Spalte ist von ihrem äußeren Rande her geschehen, wo sich während dessen eine typische Neubildungszone entwickelt hat, der Vegetationsrand des Hutes. Auf der sich so radial rasch vergrößernden Hymenialfläche wachsen die primär gebildeten Erhebungen ständig radial fort. Während sie an ihren älteren Partien sich verdicken, behalten sie an dem fortwachsenden Rande ihre ursprüngliche Breite, so daß zwischen ihnen Lücken entstehen müssen. In diesen werden immer wieder neue Anlagen gebildet, die ebenso wie die primären fortwachsen; so kommt es, daß die Zahl der Anlagen am Vegetationsrand anfangs ziemlich konstant etwa 12 auf 1 mm bleibt. Nur sehr langsam nimmt das Verhältnis ab, bei einem Hutdurchmesser von 40 mm und einer Lamellenlänge von 12 mm beträgt die Anzahl am Vegetationsrand noch 11 auf 1 mm. — Erst bei der Streckung des Hutes nimmt die Zahl stärker ab, weil dann die Anlagen auch am Vegetationsrand breiter geworden sind. — Die Konstanz der Anlagegröße und ihre Unabhängigkeit von dem Stadium des Fruchtkörpers tritt vielleicht noch deutlicher bei anderen Hutpilzen hervor. Als ein charakteristisches Beispiel mag *Coprinus stercorarius* dienen. Die röhrenförmige Gestalt des jungen Hutes, in dem die Lamellen senkrecht nach unten, dem Stiel parallel, laufen, gestattet auf Querschnitten senkrecht zum Stiel eine leichte Zählung. Verglichen wurden Hüte, in denen die jungen Basidien noch nicht oder nur die erste Andeutung der entstehenden Sterigmen zeigten. Der Durchmesser d und damit der Umfang des Stielansatzes am Hut wird in der folgenden Tabelle verglichen mit den bis an ihn herangehenden primär entstandenen Lamellen p, wobei darauf zu achten ist, daß wirklich nur die bis an den Stiel herantretenden Lamellen mitgezählt werden. Es wird weiter von den gleichen Hüten am Vegetationsrand der innere Umfang, ausgedrückt durch den gemessenen Durchmesser D, verglichen mit der Anzahl der am Rande vorhandenen also primären und sekundären Lamellen s.

d	p	D	S	$\frac{d}{p}$	$\frac{D}{s}$
592	26	1288	61	23	21
222	15	710	35	16	20
148	9	503	27	16	19
103	8	370	16	13	23

Die Unterschiede zwischen den Zahlen der primär entstandenen 26 und 8 Lamellen in Übereinstimmung mit dem zu ihrer Bildung zur Verfügung stehenden Raume ist prägnant. Dennoch sind 8 primäre Lamellen noch nicht die geringste beobachtete Zahl; in sehr schwachen Exemplaren kann sie bis auf 5 herabgehen, doch wurden sie nicht in die Tabelle aufgenommen, da sich von ihnen Querschnitte nicht gut genug ausführen lassen, um einwandsfreie Messungen vorzunehmen. — Die vorhandene Differenz zwischen dem Verhältnis der Stieldicke zu den primär gebildeten Lamellen dürfte zurückzuführen sein auf ein bei den stärkeren Exemplaren eingetretenes späteres stärkeres Dickenwachstum des Stiels. Deshalb sind auch in größerer Übereinstimmung die Werte, welche die nach Einschiebung der sekundären Lamellen sich ergebenden Zahlen im Verhältnis zum entsprechenden Umfang setzen. Mit dem bei Champignon gefundenen steht in Übereinstimmung, daß D/S größer wie d/p; die sich am Vegetationsrand ausbildende Lamelle erfordert einen etwas größeren Raum als die primär zur Entwicklung gelangende. — Für *Coprinus ephemerus* ist gleichfalls das Verhältnis der primär entstehenden Lamellen zum Umfang des Stieles ein sehr konstantes.

d	p	$\frac{d}{p}$
474	18	26
370	14	27
296	11	27
192	8	24

Aus dem Vergleich dieser Werte mit den für *Coprinus stercorarius* gefundenen ergibt sich zugleich, daß auch für nahe verwandte Formen die Größe der Anlagen und der eine gleiche Anzahl produzierenden Strecke eine verschiedene sein kann. — Wie klein aber die Zahl der Lamellen werden kann, wenn nicht genügend Raum zu ihrer Ausbildung vorhanden, zeigte ein bei Kulturen von *Collybia tuberosa* erhaltenes Exemplar, bei denen nur zwei Lamellen mit reifen Basidien gebildet waren. —

Es ist vielleicht erwähnenswert, daß die Einschiebung der neuen Lamellen am fortwachsenden Hutrand so regelmäßig erfolgen kann, daß sich nach der Länge der Lamellen ganz bestimmte Zahlenreihen ergeben. Ich führe nach Fajod folgende Stellungsverhältnisse an: 4. 3. 2. 1. 2. 3. 4., 3. 2. 3. 1. 3. 2. 3. und als den häufigsten 3. 2. 1. 2. 3. Doch hebt Fayod hervor, daß sie nicht einmal bei einem Individium konstant sind, um so mehr ein Versuch Ottos[1]) nach dieser Bildungsfolge eine Systematik der Agaracinen zu geben, verfehlt sei.

Welche innere und äußere Bedingungen für die Formbildung des normalen Hymeniums in Betracht kommen, ist im Anschluß an die Regenerationserscheinungen

[1]) Otto: Versuche einer auf die Ordnung und den Stand der Lamellen begründeten Anordnung und Beschreibung der Agaricinen. Leipzig 1816.

ausführlich erörtert worden. — Es mag hier nur darauf hingewiesen werden, daß auch die Unregelmäßigkeiten der Entstehung der ersten Hymenialerhebungen auf der primär glatten Fläche mit den gefundenen Bildungsregeln übereinstimmen, da ja die wesentliche Voraussetzung des regelmäßigen, radiären, lamellenartigen Baues die succedane Fortbildung am Vegetationsrand darstellt. — Beim Champignon erfolgt die Einschiebung der Lamellen ausschließlich am Vegetationsrand. Dies ist daran zu erkennen, worauf zuerst Brefeld bei seiner Untersuchung des Entwicklungsganges von Amanita hingewiesen hat, daß die sekundär entstandenen und die primären gleiche Höhe haben, und die sekundären nach innen zu ziemlich rechtwinklig abgegrenzt sind. — Es darf aber nicht übersehen werden, daß beim Champignon, ebenso wie bei einigen anderen Hutpilzen, normalerweise noch eine etwas andere Art der Neubildung der Lamellen vorkommt, daß sich nämlich die Lamellen am Vegetationsrand gabeln. In diesem Falle überschreitet also die Anlage ihre normale Breite, aber die Folge ist dann die schnell eintretende Spaltung in ähnlicher Weise, wie wir dies auch bei der Regeneration kennen gelernt haben.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß komplizierte Korrelationsvorgänge die Neubildung der Lamellen an anderer Stelle, als am Vegetationsrand hindern müssen, da ja an und für sich, wie sich aus den Regenerationsversuchen ergab, die beim Weiterwachsen zwischen den älteren Lamellen auftretenden Lücken wohl zur Bildung der Lamellen befähigt sind. Man sieht nun in der Tat sowohl beim Champignon, wie bei anderen Agaracinen, öfters am Grunde der Lamellen und auf der zwischen ihnen liegenden Hutunterseite senkrecht zur Längsachse der Lamellen verlaufende, feinere Erhebungen und Lücken in größeren Abständen auftreten, die, da sie für die Sporenausstreuung von keinerlei Bedeutung sein können, meiner Meinung nach, deutlich die Tendenz, neue Erhebungen zu bilden, verraten, und nur durch nicht näher bekannte Hemmungsvorgänge daran gehindert werden. — Bei einigen Hutpilzen, z. B. bei *Coprinus,* nach Brefelds Untersuchungen, findet eine Einschiebung der Lamellen auch an einer vom Hutrand entfernteren Stelle statt, hier setzt also die Hemmungskorrelation später ein.

Die weitere Ausdifferenzierung und der Bau der Lamellen ist zumal von de Bary, Brefeld, Fayod eingehend untersucht worden, so daß unterlassen werden kann, hier näher darauf einzugehen, zumal beim Champignon kein Angriffspunkt gefunden wurde, in eine nähere Analyse der Bildungsgesetze der Differenzierung im allgemeinen, wie insbesondere der die Basidien, Sterigmen und Cystiden produzierenden Pallisadenschicht einzudringen. Die fertige Ausbildung der Basidiosporen erfolgt erst in der Streckungsperiode ziemlich zu gleicher Zeit über die Lamellen hin und nur wenig früher nach der Stielseite zu.

Für die Ausdifferenzierung des Stieles in ein Gewebe außen dicht neben einander verlaufender Hyphen, die nach der Mitte zu dicker werden und große Intercellularen zwischen sich lassen, um schließlich in der Mitte in das lockere Markgewebe überzugehen, kann nach den Regenerationserfolgen als wesentlich ihre Lage im sehr jugendlichem Zustand angesehen werden, während späterhin eine Umdifferenzierung nicht mehr stattfinden kann.

Die Gesamtausbildung des Fruchtkörpers ist so in allen wesentlichen Punkten in einem relativ sehr jungen Stadium vollendet, durchaus vergleichbar dem von

Sachs embryonales Stadium genannten der höheren Pflanzen, während das Streckungsstadium dem Streckungsstadium der höheren Pflanzen entspricht. Hier wie dort werden die embryonal angelegten Teile nur ausgedehnt und es konnte für den Champignon nachgewiesen werden, daß diese Dehnung eine mehr oder weniger vorherbestimmte ist, da jedes einzelne Teilstück sich durchaus so dehnte, als stände es in ununterbrochenem Zusammenhang. Wodurch im einzelnen der Dehnungsvorgang mit seiner rapiden Wasseraufnahme ausgelöst wird, muß als ein komplizierter Regulationsvorgang betrachtet werden, da er, wie die Erscheinungen der Notreife zeigten, in sehr frühem Entwicklungsstadium einsetzen kann. Für ihn ist auch nicht, wie vermutet wurde, die Sporenreife das primäre, da auch ohne sie, wie wir sahen, der Pilz in das Streckungsstadium eintreten kann. — Ist also für das Streckungsstadium, in dem allen Teilen des Fruchtkörpers größere Selbständigkeit zukommt, das Hymenium ohne Einfluß, ist ihm desto mehr Bedeutung für die Ausbildung der Fruchtform im Bildungsstadium beizulegen. — Da bei den Regenerationsstadien festgestellt wurde, daß die Entstehung der die Hymenialschicht bildenden Hyphen das primäre, der sowohl die Bildung der embryonalen Hyphen des Vegetationsrandes, wie das Weiterwachsen des Hutfleisches, wie die Organbildung der Hymenialerhebungen und des Vegetationsrandes und damit des ganzen Hutes folgte, werden wir durch den geschilderten normalen Entwicklungsgang des Champignons dazu geführt, auch hier die primäre Differenzierung der hymeniumbildenden Hyphen als kausales formbildendes Element für die Bildung des übrigen Fruchtkörpers anzusehen. Der Differenzierung der „hymeniumbildenden Zone“ folgte erst die Bildung des Hutes, des Stieles und des Vegetationsrandes, somit des ganzen Fruchtkörpers; seine Bildung ohne typisch hymeniumbildende Zellen muß demnach als unmöglich angesehen werden. — Diese Analyse macht es verständlich, warum in der Tat niemals Hutbildung ohne Hymenialanlagen beobachtet werden. —

So muß es zweifelhaft erscheinen, ob der Champignon-Fruchtkörper, wie es im Laufe der Untersuchung geschienen haben mag, begrifflich eine ähnliche offene Form darstellt, wie eine höhere Pflanze mit ihrer jeweilig wechselnden Zahl von Blüten, Blättern, Wurzeln, indem die Lamellen etwa mit den Blättern im Vergleich gesetzt werden, oder nicht vielmehr eine geschlossene Form im Sinne Drieschs darstellt, wie im allgemeinen der tierische Organismus, in dem alle Teile im bestimmten von einander abhängigen Größenverhältnis sich im Gleichgewicht befinden. Da die Existenz der hymeniumbildenden Hyphen erst die Differenzierung der anderen Teile ermöglicht, scheint ersteres jedenfalls unmöglich. Gegen die Auffassung als typisch geschlossene Form spricht die Selbständigkeit der einzelnen Teile während der Ausdifferenzierung. —

Der Vergleich mit den verwandten Formen der Hymenomycetenreihe dürfte eine richtige Auffassung ermöglichen. Bei den am wenigsten differenzierten Formen, wie bei Stereum, aber noch ebenso bei vielen Hydneen und Polyporaceen ist der Fruchtkörper im allgemeinen lange nicht so individuell abgeschlossen organisiert. Hier werden wenig differenzierte Hyphenmassen gebildet, an deren Außenseite sich anscheinend überall in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen[1]) Hymenium zu bilden

[1]) Göbel macht hierfür besonders Lichtmangel verantwortlich. Organographie 1900. p. 222.

vermag. So ist die Bildung von Hymenien auf der ursprünglichen Oberseite der Hüte, die dem Boden späterhin zugewendet wurden[1]), vielfach beschrieben worden z. B. für Daedalea von Lamarlière, für Hydnum von Vuillemin. Dieser führt mit Recht an, wie bei diesen Formen überhaupt die Gewebedifferenzierung lange nicht so weit gegangen ist wie bei den Agaricinen, was damit in Übereinstimmung steht, daß nach Massart u. A. die Polyporaceen sowohl die Wunden der Oberhaut, als des Hymenium sofort auszuheilen vermögen. Diese Formen sind weiterhin dadurch unterschieden, daß sie ohne Ausbildung einer Streckungszone regelmäßig fortwachsen. Sie sind also typisch offene Formen, bei denen das Hymenium ein Organ ist, sei es als Ganzes, sei es wie bei den weiter differenzierten Formen, als oft sehr regelmäßige Stacheln oder Röhren. — So vermag ich auch nicht ganz Goebel[2]) zu folgen, der an den Wundrändern vom am Substrat gelassenen zerschnittenen Stereum-Exemplaren durch neue Wachstumsränder den Pilz sich fortsetzen sah und hierin eine „Reproduktion" und nicht eine „Restitution", also Regeneration in unserem Sinne, sehen will, weil die neugebildeten Zonen nicht unmittelbar an die alten ansetzen. Wollte man hier wirklich eine solche begriffliche Unterscheidung für zweckmäßig erachten, dürften mit Reproduktion nur solche Fälle bezeichnet werden, bei denen die neuen Fruchtkörper genau wie die alten an schmaler Basis sich ansetzen würden, während hier die Organe des Pilzes, Oberhaut, Fleisch, Hymenialfläche regeneriert wird, nicht anders, als wir es beim Champignon kennen gelernt haben. — Bis zu welchem Grade im übrigen bei den wagerecht vom Substrat abstehenden Fruchtträgern diese Wachstumsrichtung auch von der Anwesenheit des Hymeniums beeinflußt wird, wäre noch zu untersuchen. So könnte vermutet werden, daß die Clavaria-ähnliche Form vieler Pilze bei Lichtmangel z. B. von *Polyporus sulfureus* nach Brunnthaler durch die Hemmung der Hymeniumbildung herbeigeführt wird. Sicherlich von großem Einfluß ist das Hymenium auch bei den noch am einheitlichsten von allen diesen Formen organisierten Fruchtkörpern, bei denen auf einem sich über dem Substrat erhebenden Stiel eine Verbreiterung gebildet wird, der Hut, auf dessen Unterseite das Hymenium entsteht. — Von hier aus geht dann fast lückenlos die Reihe über jene Formen, bei denen das Hymenium sich zwar nur an der Außenseite bildet, aber an mehr und mehr genau begrenzten Stellen, durch Formen, die einen immer ausgeprägteren Unterschied zwischen Bildungs- und Streckungsstadium zeigen, über zu der inneren Differenzierung am Champignon, wo die Hymenialbildung der undifferenzierten Anlage die primäre Differenzierung darstellt. In dieser Reihe sehen wir also einen langsamen Übergang von typisch offenen Formen zu mehr und mehr geschlossenen und es wäre wohl denkbar, daß es Formen gäbe etwa wie die typisch endokarpe Amanita, die, wie die innere Bildung ihrer Oberhaut vermuten läßt, noch weit geschlossenere Formen aufweisen, und es wäre nicht ausgeschlossen, obgleich wohl nicht bekannt, daß es Formen gäbe, bei denen auch die Zahl der gebildeten Lamellen eine konstante wird.

Die Entwicklung aus den offenen in die einheitliche geschlossenere Form und die wachsende Bedeutung des Hymenium für die Bildung des Fruchtkörpers kann

---

[1]) Vuillemin: Remarques sur la production des hymeniums adventives. Bull. d. l. soc. myc. d. Fr. VII. 1891.

[2]) Göbel. Weitere Studien über Regeneration. Flora. 1903. p. 122.

aber auch unter dem Gesichtspunkt einer zweckentsprechenden Anpassung betrachtet werden. — Die ganze Bedeutung der Hutkörperbildung für den Pilzorganismus besteht in der möglichst ausgiebigen Sporenproduktion und Verbreitung[1]). Eine Hutbildung ohne Sporenbildung wäre aber völlig zwecklos. So sehen wir bei der Entwicklung die hymeniumbildenden Hyphen immer früher auftreten und eine immer größere Bedeutung für die Ausbildung des Fruchtkörpers erlangen. — Umgekehrt ist es mit der Sporenreife, worauf Fayod aufmerksam macht. Während bei den niederen Formen die Sporenbildung ziemlich bald einsetzt und lange andauert, ist die Sporenreife bei den Formen mit typischer Streckungsperiode zusammengedrängt auf die Zeit der Hutaufspannung, die durch äußere Reize dann angeregt wird, wenn dies für die Verbreitung der Sporen als besonders geeignet erscheint.

[1]) Vergl. Falk. Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten und der biologische Wert der Basidie. Beitr. z. Biol. d. Pfl. IX, 1904.

Teratologische Fälle.

Der beste Prüfstein, ob die Regeln, welche für die Formbildung der Hutpilze abgeleitet wurden, ihre Berechtigung haben, wird der sein, daß sie bei Erklärung der von der normalen Form abweichenden Mißbildungen anwendbar sind. Kommt doch vielfach in diesen Mißbildungen die ganze Entwicklungsbreite der Organisation zum Ausdruck, die beim normalen Verlauf der Entwicklung, wie wir sahen, in mannigfacher Weise beschränkt ist.

Die deskriptive Literatur[1]) über die in der Natur beobachteten Mißbildungen der Agaricinen ist eine äußerst umfangreiche. Die bis zum Jahre 1893 veröffentlichten Arbeiten sind von Penzig im Anhang zu seiner Pflanzenteratologie zusammengestellt worden, während die in den Jahren 1895 bis 1899 erschienenen Arbeiten in der Revue Generale de botanique 1905 von Houard zusammengestellt sind. Späterhin sind außer vielen Einzelbeobachtungen noch größere Zusammenstellungen von Guèguen, Voglino und Hennings gegeben worden. Von den Arbeiten, die sich über die Ursachen der Mißbildung Rechenschaft geben wollten, sind die wichtigsten die von De Seynes und Ludwig[2]).

Die am häufigsten zu beobachtenden Abnormitäten sind die Doppelbildungen, bei denen zwei vollständige Fruchtkörper mehr oder weniger mit einander verwachsen sind. Sehr oft sind die Basen der Stiele verwachsen, während der übrige Stiel und die Hüte sich frei entwickeln. Es wurde schon erwähnt, daß es Champignonrassen gibt, bei denen, man könnte sagen normal, die Basen zu den sogenannten Platten vereinigt sind. Es werden hier die allerersten Hyphenkonglomerate so dicht nebeneinander gebildet, daß sie sich an der Basis zu einem einheitlichen Gewebe zusammenschließen; dann aber differenziert sich die einzelne Anlage ganz unabhängig von einander aus, in ihrem Innern entsteht normalerweise die Hymenialzone, der Hut wird angelegt und, obgleich dann die wachsenden Anlagen dicht gedrängt und oft durch ihren Druck sich abplattend neben einander wachsen, findet keine weitere Verschmelzung statt. — Ähnlich kommt es bei den

---

[1]) Für eine Reihe von Literaturangaben, wie für Überlassung teratologischer Objekte seiner Herbarien spreche ich meinem lieben Onkel P. Magnus meinen besten Dank aus.

[2]) De Seynes. Observation sur quelques monstruosités chez les champignons supérieurs. Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. XIV 1867. Ludwig: Über teratologische durch Witterungseinflüsse bedingte Bildungen an den Fruchtkörpern der Hutpilze. Botan. Zentralb. XII, 1882.

Rassen, in denen sich erst relativ spät die Hymenialzone herausdifferenziert, häufiger dazu, daß die anscheinend einheitlichen Primordien sich mit zwei oder noch mehr Hymenialzonen entwickeln, doch bilden auch diese sich fast stets zu einheitlichen Hüten aus (Taf. X Fig. 11 u. 13). Es ist nun leicht verständlich, daß in solchen Fällen zwei ursprünglich getrennt entstehende Hymenialanlagen zusammenstoßen und mit einander verschmelzen; so werden diejenigen Formen entstehen, die als Fasciationen vielfach beschrieben worden sind[1]) und gerade bei der letzterwähnten Champignonrasse häufiger auftreten (Taf. X Fig. 12). So erklärt sich auch wohl zwanglos die von De Seynes gegebene Beschreibung eines kleinen Hutes, der innerhalb einer Stielausbuchtung mit der Hymenialschicht eines größeren Hutes mit seiner Oberseite verwachsen war; es hatte in diesem Falle sicherlich von zwei in einem Primordium gebildeten Hymenialanlagen sich die eine über die andere vorgewölbt, so daß die kleinere Anlage zwar keine Hutoberhaut, wohl aber einen fortwachsenden normalen Vegetationsrand bilden konnte, an der in gewohnter Weise die Lamellen entstanden. In ähnlicher Weise, durch Doppelbildung zweier Hymenialanlagen im Primordium ist auch sicherlich die von Boudier beschriebene *Phallus*-doppelbildung zu erklären.[2])

Diesen Doppelbildungen stehen jene gegenüber, die in ihrem ersten Entwicklungsstadium sich getrennt ausdifferenziert haben und erst späterhin verwachsen sind. Der Grad der Verwachsung kann ein sehr verschiedener sein und mag für die verschiedenen möglichen Formen auf Penzigs Darstellung verwiesen werden.[3]) — Beim Champignon sind solche Verwachsungen jedenfalls äußerst selten; mir sind nur zwei ziemlich gleiche Fälle aufgestoßen, bei denen die Basen und die Hüte an der Spitze verschmolzen waren, während im übrigen sich die Pilze normal entwickelten (Taf. XIII Fig. 1 u. 2). Es läßt diese Art der Verwachsung jedenfalls darauf schließen, daß sie in sehr jugendlichem Stadium stattgefunden haben muß, und dasselbe ist von den von De Seynes abgebildeten Fällen zu sagen. —

Sehr auffallend ist die Verwachsung, wenn ein Hut einem anderen aufsitzt, der dann häufiger viel kleiner ist, wohl meist nicht, weil ein kleinerer von einem größeren in die Höhe gehoben wurde, wie es Penzig annimmt, sondern weil der dem nährenden Substrat zunächstliegende stärker die Nahrung in Anspruch nimmt. Manchmal kann man noch deutlich die Anheftungsstelle des Pilzes am Substrat erkennen und doch eine lückenlos mit ziemlich breiter Basis ansitzende Verwachsung feststellen (Taf. XIII Fig. 3). Das ist deshalb wichtig, weil nach Fromond[4]) solche emporgehobenen Pilze sich leicht abtrennen lassen sollten, während ein lückenloser Übergang, wie es hier der Fall ist, eine Prolifikation, eine Neubildung auf dem alten Fruchtkörper zum Ausdruck bringen sollte. —

Vielfach ist auch eine Verwachsung beschrieben worden, so für den Champignon von Bouché[5]), bei der einem normalen Hut, ein umgekehrter aufsitzt, so

[1]) Solche Fasciationen z. B. von *Lactarius laccata*, *Hypholoma fasciculare* und *Boletus edulis* sind beschrieben von Belèze: Tératologique cryptogamique (Science, Art, Nature I 1902, 15 p. 1—4), nach Just 1902, I.

[2]) Boudier, Note sur une developpment gemelaire du *Phallus impudicus*. Rev. Myc. 1877.

[3]) Sehr spät hat z. B. erst die Verwachsung stattgefunden bei den Hüten von *Clitocybe infundibuliformis*, die in Fig. 2 u. 3 Taf. XII an der Ober- und Unterseite an der Verwachsungsstelle dargestellt sind

[4]) Fromond: Bull. de soc. bot. d. Fr. VII. 1860 p. 437.

[5]) Bouché, Sitz.-Ber. d. naturforsch. Freunde Berlin 1880.

daß sein Stiel nach oben steht. Soweit die Beobachtung reicht, sind in allen diesen Fällen die Hüte in der Jugend verwachsen und beim Größerwerden der eine schließlich vom Substrat gerissen worden. — Verschiedentlich wurde beobachtet, daß diesem umgekehrt ein dritter in normaler Lage aufsitzt, so daß nunmehr drei Pilze übereinander stehen, so für den Champignon von Smith[1]), für *Russula sanguinea* von Moulins, für *Hebeloma* von Ludwig, und ich selbst sammelte ein entsprechendes Exemplar von *Clitocybe infundibuliformis* (Taf. XII Fig. 1). Penzig meint, es sei schwierig sich eine Idee über die Entstehung der Monstrosität zu machen. Ich glaube mit ziemlicher Sicherheit sagen zu können, daß in diesen Fällen an der Basis des losgerissenen Stieles, die, wie wir gesehen haben, zu Neubildungen besonders geeignet ist, hier, wo sie vom Substrat losgelöst ist und ihr gleichzeitig neue Nahrung zur Verfügung steht, sich eine neue vollständige Fruchtanlage neu gebildet hat. —

Die Häufigkeit von Verwachsungen ist bei den verschiedenen Hutpilzen sehr verschieden. Der großen Seltenheit der Verwachsungen beim Champignon stehen andere Pilze gegenüber, bei denen sehr häufig Verwachsungen vorkommen und andere, bei denen, wie mir scheint nicht zufällig, solche Verwachsungen überhaupt nicht beschrieben worden sind. Stellen wir die Formen zusammen, bei denen die Verwachsungen häufig und auch noch in späteren Entwicklungsstadien beschrieben worden sind, so finden wir lauter Formen, die eine typisch gymnokarpe Entstehung (s. o.) haben, wie *Lactarius, Russula, Collybia, Clitocybe*, während von typisch endokarpen Formen, wie *Amanita* solche Verwachsungen nicht beschrieben worden sind. oder wie von Volvaria eine einzige von Voglino[2]) ohne nähere Angaben. — Wir müssen demnach schließen, daß die auffällige Tatsache, daß trotz der dichtgedrängten Lage der Champignonentstehung so selten Verwachsungen stattfinden, oder wenn dies der Fall ist, dann anscheinend nur in sehr jugendlichem Stadium, im ursächlichen Zusammenhang mit der Entstehung der oberhautbildenden Hyphen im Innern der Fruchtanlage steht. Dies ist in guter Übereinstimmung mit der Tatsache, daß die Oberhaut des Hutes schon in relativ sehr jugendlichem Stadium nicht mehr zum vegetativen Austreiben zu bringen ist. — In diesem Verhalten liegt vielleicht sogar die wesentliche biologische Bedeutung der stärkeren Differenzierung der Oberhaut, da nur bei isolierter Entstehung der Fruchtkörper sie in zweckmäßigster Weise ihre Sporen ausstreuen können. — In ähnlicher Weise mögen auch in anderen Fällen die „Couches primordiales“ wirken, wie z. B. bei den blasigen Ausdifferenzierungen auf dem Hut von *Coprinus*, bei denen schon Brefeld ihre Nichtbefähigung zum vegetativen Aussprossen festgestellt hatte. —

Dort, wo die Hyphen leichter auszusprossen vermögen, kann, wie durch Brefelds experimentelle Untersuchungen bei *Coprinus* nachgewiesen ist, bei Schädigung des normalen Hutes eine anormale Bildung durch Reproduktion neuer Hüte entstehen. — Solche spontan auftretenden Neubildungen auf Hutstielen sind auch sonst vielfach beschrieben worden. Um so auffallender muß es sein, daß bei den fleischigen Agaricinen in keinem Fall mit Sicherheit Neubildungen vollständiger Fruchtkörper auf

[1]) Smith, Abnorm. mushrooms Gard. chron. 1873.
[2]) Voglino, Sopra alcuni casi teratologici di agaricini. Bull. d. l. Soc. Ital. 23. 1891.

der Hutoberfläche beobachtet wurden. So viel sich aus den Literaturangaben ersehen läßt, lassen sich alle so gedeuteten Fälle[1]) auf die oben geschilderten Verwachsungen zurückführen. Wären wirklich solche „Prolifikationen" aus der Oberhaut möglich, ließe es sich nicht einsehen, wieso niemals Fälle von Agraricinen bekannt geworden sind, die denen von P. Magnus und Ludwig für *Hydnum repandum* f. *polycephalum* F. Ludwig beschriebenen entsprächen, wo zahlreiche kleine neugebildete Fruchtkörper die ursprüngliche Hutoberfläche bedecken, in ähnlicher Weise, wie in Brefelds Abbildungen die Stiele von *Coprinus* von Neuanlagen bedeckt sind. Auch z. B. bei *Lentinus*, der doch zu Neubildungen und zu Verzweigungen im Dunkeln sehr disponiert ist, hat Buller[3]) der sich ausführlicher mit der Art dieser Neubildungen beschäftigte, soweit sich ersehen läßt, ausschließlich Neubildungen am Vegetationsrand auftreten sehen. Es stimmt dies also aufs beste überein mit den aus der genauen Analyse der Wachstumsgesetze des Champignons gewonnenen Erfahrungen über die starke Hemmung und Differenzierung der Oberhautzellen.[4])

Muß also so der Hutoberfläche die Möglichkeit vollständige Fruchtanlagen neu zu bilden, im allgemeinen abgesprochen werden, sind dagegen häufig ganz andere und merkwürdige Umbildungen beschrieben worden: die Entstehung von hymeniumtragenden Partieen auf der Oberseite des Hutes. — Sie können in einzelnen Flecken auftreten oder die ganze Hutoberseite überziehen. Das Hymenium kann mehr oder weniger normalen Lamellen aufsitzen, aber auch ebenso häufig auf Stacheln, Leisten oder Erhebungen, die so sehr denen der Polyporeen ähneln, daß sie als ein auf Hutpilzen wachsender *Polyporus agaricicola* beschrieben werden konnten. Noch auffälliger sind die Bildungen dann, wenn die mehr oder weniger frei nach allen Seiten abstehenden Hymenialerhebungen Hutteilen aufsitzen, die völlig wie ein normaler umgekehrter Hut aussehen können, und sich nur dadurch von den mit dem Hute verwachsenen und vom Substrat losgerissenen Exemplaren unterscheiden, daß sie in der Mitte keinen Stielansatz besitzen. „Über die Art des Zustandekommens derartiger Monstrositäten" sagt Penzig „kann wohl nur die Entwicklungsgeschichte Auskunft geben, die aber in keinem beschriebenen Fall hat verfolgt werden können." Daß es sich nicht in jedem Einzelfall um Anwachsen und Emporheben sekundärer Hüte handelt, ist ohne weiteres bewiesen durch die Beobachtung, daß einmal in einer Kultur des *Agaricus cristatus* alle Fruchtkörper, also mehr als 100 auf dem Scheitel des Hutes einen anderen Hut in umgekehrter Lage trugen. — Schließlich sind auch Übergänge zwischen den einzelnen Formen beschrieben worden, wo die Hymenialerhebung teils lamellenartige, teils morchelartige Ausbildung zeigt. — Es sollen von den vielen beobachteten Fällen einige besonders charakteristische Beispiele beschrieben werden, um an ihrer Hand eine Analyse der Erscheinungen geben zu können.

---

[1]) Die einzigen Arten, bei denen vielleicht die Neubildung an der Hutoberfläche möglich wäre, ist *Lactarius*, von der erst jüngst wieder Ludwig: Ges. Fr. d. Nat. Gera 1903 einen Fall in dieser Weise deutet und *Russula* von dem das Herb. P. Magnus einen entsprechenden Fall von *R. vesca* Fr. enthält, doch sind auch diese Fälle keineswegs überzeugend.

[2]) Buller: The Reaction of the Fruit Bodies of *Lentinus lepideus* Fr. to external Stimules Ann. of Bot. 19. 1905.

[3]) P. Magnus: Mycologische Mitteilungen. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XXXIX, 1896.

[4]) Unter diesen Umständen ist es um so interessanter, daß bei einer einzigen *Agaricine Collybia velutipes* Karst. vielfach die Neubildung ganzer Fruchtkörper auf der Hutoberseite eingetrockneter Exemplare beschrieben worden ist. Wie die Biologie des Pilzes zeigt, ist hier aber der Hut augenscheinlich zu einem Sclerotienartigen Dauergewebe umdifferenziert worden. Biffen, R. H. On the biology of *Agaricus velutipes* Curt. Linn. soc. Journ. of bot. Vol. 34. 1899.

Der einzige Fall, der beim Champignon beobachtet wurde, ist folgender: Auf einem 5,5 cm hohem Exemplar, dessen 4 cm breiter Hut noch geschlossen war, saß eine ungefähr kreisrunde etwa 2 mm hohe Pocke von 1 cm Dicke auf, die an einer Seite eine etwa 3 mm breite eingesenkte Stelle zeigte, die mit unregelmäßigen wurmförmigen Auswüchsen bedeckt war. (Taf. XIII, Fig. 4—5). Ihre Oberfläche erwies sich bei mikroskopischer Untersuchung als das typische, pallisadenartige junge Hymenialgewebe, während die Erhebungen im Innern die für die Lamellentrama charakteristische Struktur zeigten. Der Rand der Einsenkung ragte etwas über die übrige Pocke hervor und zeigte sich aus bogig über der Einsenkung verlaufenden ziemlich parallel nebeneinander gestellten Zellen gebildet. Das Gewebe der übrigen Pocke zeigte die gewöhnliche Struktur des Hutfleisches. — Ein Längsschnitt durch den ganzen Fruchtkörper zeigte im Stiel einen eigentümlichen, sonst beim Champignon nicht vorkommenden Hohlraum, dessen Spitze direkt unterhalb der Pocke aufhörte, ohne daß jedoch das Hutfleisch zwischen Pocke und Lücke irgend welche Unterschiede gegen das gewöhnliche aufwies.

Eine ähnliche Monstrosität zeigte ein Hut, von *Clitocybe nebularis* Batsch (Taf. XII Fig. 7). Es liegt fast genau auf seinem Scheitel ein dichtes Netz von Hymenialerhebungen, in denen Zähne, Röhren und blattartige Gebilde abwechseln, etwa dementsprechend, was in der deskriptiven Literatur als morchellaartige Ausbildung bezeichnet wird. An einer Seite dehnen sich die Hymenialerhebungen zu einem lappenartigen Fortsatz aus, dessen Unterseite von normaler Hutoberhaut bedeckt ist, an seiner Oberseite gehen die Hymenialerhebungen in lamellenartigen Bau über. (Taf. XIII Fig. 8). Auf dem Längsschnitt macht sich keine Besonderheit bemerkbar.

Ein anderes Exemplar von *Clitocybe nebularis* (Taf. XII Fig. 6) zeigte ziemlich in der Mitte des Hutes einen mit ziemlich schmaler Basis aufsitzenden Lappen mit normaler Oberhaut, dessen Unterseite völlig normale Lamellen aufwies. An der Ansatzstelle weisen die Lamellen einige unregelmäßige Querverbindungen auf, ein Stielansatz ist nicht vorhanden. Der Längsschnitt bietet nichts bemerkenswertes.

Bei einem Exemplar von *Hypholoma* spec. (Taf. XII Fig. 5) ist der Hut an einer Seite eingefaltet. Von dieser Faltungsstelle nach oben erhebt sich ein breiter dem Hut festaufliegender Hutlappen, der auf seiner Oberseite ein Netz krauser Falten trägt, die nach dem Rande des Lappens zu mehr oder weniger in normale Lamellen übergehen.

Von *Clitocybe infundibuliformis* sind zwei Hüte (Taf. XII Fig. 3) sehr spät mit einander so verwachsen, daß der Hutrand des einen der Hutoberhaut des anderen aufliegt und mit ihr verwachsen ist, während der Hutrand des unteren normal weiter wächst. Auf der Hutoberseite des unteren, von der Vernarbungsstelle mit dem oberen ausgehend, hat sich ein etwa kreisrunder Flecken von 1/2 cm Durchmesser gebildet, der dadurch in das Hutfleisch eingesenkt erscheint, daß sich die Ränder etwas in die Höhe gehoben haben. (Taf. XII Fig. 2). Der Fleck ist bedeckt mit netzartigen, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, typischen Hymenialerhebungen.

Als letzter Fall mag *Clitocybe dealbata* dienen, von dem mir das ausgiebigste Material in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Bildung zur Verfügung

stand,[1]) Er war in einer Champignonkultur in sehr dichtem Rasen aufgetreten, in dem die Hüte sich vielfach deckten. Die Hüte zeigten auf der Oberseite teils zahllose unregelmäßige Pusteln (Taf. XII Fig. 9), teils wohl ausgebildete kleine umgekehrte Hüte, die vielfach nur mit der Basis ansaßen (Taf. XII Fig. 8), jedoch ausnahmslos keine Spur eines Stiels in ihrem Zentrum aufwiesen, teils große mit breiter Basis aufsitzende Hutlappen, die zumeist regelmäßig nach unten gestellte Lamellen aufwiesen (Taf. XII Fig. 10). — Für den Anfang der Bildung ist es sehr charakteristisch, daß sie sich auf der Hutoberfläche in einem Ring entwickeln, der ungefähr der Ansatzstelle der Lamellen auf der Unterseite des Hutes entspricht. — In sehr jugendlichen Erhebungen läßt sich die Bildung der Auswüchse recht gut verfolgen (Taf. XIII Fig. 9). Etwa 0,1 mm unter der Oberhaut, die sich durch ihre parallel verlaufenden ziemlich dicht aneinander liegenden Hyphen von den regellos in weiteren Abständen durcheinander gewundenen Hyphen des Hutfleisches auszeichnet, sind an ziemlich eng begrenzter Stelle dichtere Hyphenverzweigungen zu sehen. Von hier aus gehen sehr feine Hyphen bis zur Oberfläche. An dieser Stelle selbst ist die Oberhaut nicht mehr deutlich erkennbar, während nach den Seiten zu unter den festgewachsenen jugendlichen Erhebungen die ursprüngliche Oberhaut zu erkennen ist. Sie wird aber in der ganzen Ausdehnung der Erhebung durchsetzt von Hyphen, die in diese übergehen. Die ganze Oberfläche wird sehr bald bedeckt mit einem pallisadenartigen Gewebe, das anfänglich keinerlei Erhebungen aufweist. Es wird dadurch häufig in eine kleine Vertiefung eingesenkt, daß sich die begrenzende Oberhaut über dasselbe krümmt. Senkrecht durch sie geführte Schnitte zeigen an dieser Stelle in ihr senkrecht gerichtete, ziemlich kurzgliedrige, parallel gestellte Hyphen, die dem normalen Vegetationsrand sehr ähneln. — Dieser Vegetationsrand kann nun sehr schnell nach oben zu weiter wachsen und sich schließen, dann entstehen die mit sehr schmaler Basis aufsitzenden kugeligen oder birnenförmigen Erhebungen, die stets durch eine, wenn auch oft schmale obere Öffnung diese Art der Entstehung dokumentieren (Taf. XIII Fig. 11). Die Vergrößerung kann aber auch vorwiegend in tangentialer Richtung stattfinden, dann sehen wir auf der Innenfläche mit ihren pallisadenartig gestellten feinen Hyphen Hymenialerhebungen auftreten, die nach der Mitte zu eine verästelte Gestalt haben, während sie nach der Seite hin in mehr und mehr radiale Form übergehen. Während der Vegetationsrand gleichmäßig weiter wächst, schieben sich immer neue Lamellen von der Seite her ein, und so entstehen schließlich die Bildungen, die wie normale umgekehrte Hüte aussehen (Taf. XIII Fig. 10). In anderen Fällen zeigen sich die feinen Hyphen gleichzeitig auf weiter ausgedehnten Flecken. Es erheben sich dann vielfach verästelte Erhebungen und oft entsteht ein Vegetationsrand an einer Seite. (Taf. XIII Fig. 12). In diesen können dann wieder am Rande regelmäßige Lamellen eingeschoben werden, es bilden sich die einseitig angewachsenen Hutteile aus, die sich dann vielfach so umbiegen, daß die Hymenialseite mit den Lamellen nach unten zu liegen kommen. —

Mannigfache Erklärungsversuche für diese so auffälligen Erscheinungen sind gegeben worden, sowohl für die eigentümlichen Formen in der das Hymenium auf

[1]) Sie wurden gesammelt in Berlin am 2. März 1903 und mir von P. Magnus zur Untersuchung überlassen, dem Rasen dieser Art als Verderber von Champignonkulturen von Herrn Garteninspektor Lindemuth übergeben waren.

der Oberseite zur Ausbildung gelangt, wie für die Gründe, die es überhaupt zu dieser Bildung veranlassen. — Während der dem normalen Hymenium entsprechende lamellenförmige Bau, ebenso wie die Ausstrahlung dieser Lamellen von einem gemeinsamen Mittelpunkt entsprechend den normalen Hüten, als selbstverständlich erachtet wurde und so eine Spekulation nicht herausforderte, hat die Hymenialbildung auf der Oberseite in Zähnen, Gruben, Leisten zu um so weitgehenderen Deutungen geführt. — Boudier[1]) beschreibt eine „*Anomalie morchelloïde*“ von *Cortinarius scutulatus*, bei dem die ganze Oberseite des Hutes mit unregelmäßigen hymeniumtragenden Leisten und Auswüchsen bedeckt war, und meint: „Da jede parasitäre Ursache ausgeschlossen ist, muß eine Umwandlung der normalerweise sterilen Hyphen, die bestimmt waren, die Oberhaut zu bilden, in fertile Hyphen stattgefunden haben, und so die Bildung des Hymeniums erfolgen. Diese Veränderung erscheint mir ganz verschieden von der der kleinen umgekehrten mit Lamellen bedeckten Hüte, welche man oft auf der Oberfläche der Agaricinen antrifft, oder der Hymeniumpartien, wie sie so oft auf verwundeten Stellen auftreten, und ist bei den Hutpilzen sehr selten. — Diese Veränderung eines lamellenförmigen Hymeniums in ein grubiges oder wurmförmiges Hymenium scheint zugewiesen werden zu müssen besonders dem von der Fruchtanlage empfundenen Bedürfnis, sich vor schädigenden Einflüssen zu schützen. Man weiß, daß bei allen Basidiomyceten das Hymenium auf der Unterseite gebildet wird und so nicht allein durch den Hut, sondern auch durch die Bildung von Vorsprüngen vor schädlichen Einflüssen gesichert ist . . . . . In unserem Falle wäre ein so ausgedehntes lamellenförmiges oberflächliches Hymenium zu sehr exponiert, und es wurde daher das Bedürfnis empfunden, sich mehr zu schützen, daher wurden gewisse Hyphen gebildet, die dazu bestimmt sind, die Wände zu vergrößern und durch anormale Ausbildung das Hymenium einzuschließen, wodurch die Produktion und Reifung der Sporen möglich ist.“ — Dieser Erklärung, die wenn sie zutreffen würde, ein schlagendes Beispiel zweckentsprechender Autoregulation vorstellen würde, steht diejenige gegenüber, die in diesen Formen Rückschlagserscheinungen zu phylogenetisch älteren und tiefer stehenden Formen sieht. So meint Ludwig[2]) daß es sich hierbei um Formen von Mißbildungen handele, wie sie normal bei den Agaricinen-Typen *Favolus, Leontodium,* den Marasmien der Sec. *Dictioplaca* etc. vorkommen und den Übergang zu den echten Polyporeen bilden.

Aus den Untersuchungen über die Regenerationsbildung des Champignonhymeniums folgt meiner Meinung nach ohne weiteres, daß sich auch die verschiedenen Formen dieser adventiv auf der Hutoberseite bildenden Hymenien aus ihrer verschiedenen Bildungsart erklären lassen. Ganz wie auf der Wundfläche des Champignons werden dort, wo ein succedan fortwachsender Vegetationsrand sich ausbildet, normale Lamellen angelegt werden, dort, wo die Hymenialbildung langsam über eine Fläche fortschreitet, netzförmige Bildungen erfolgen, dort, wo die Bildung eine simultane ist, werden die Erhebungen blatt- und zahnartiges Aussehen annehmen. Daraus erklärt es sich, daß wie z. B. bei *Clitocybe nebularis* beschrieben wurde,

---

[1]) Boudier: Bull. soc. myc. d. l. Fr. 6. 1890.
[2]) Ludwig: Über merkwürdige Pilzmißbildungen. Jahresber. d. Ges. v. Fr. d. Natr. Gera 1903, p. 89—91 cit. nach Just. Bot. Jahr. 1903 I p. 56.

am Rande die unregelmäßigen Erhebungen der Mitte in regelmäßige Lamellen übergehen[1]), und dies stimmt überein mit der Entwicklungsgeschichte, die für die Neubildungen von *Clitocybe* gegeben wurde. So kann überhaupt als Regel aufgestellt werden, daß überall dort, wo ein neuer hutartiger Fortsatz sich bildet, sei es nun ein völlig ausgebildeter schüsselartiger, aufsitzender „Hut", sei es nur ein einseitig sich ausbildender Hutlappen wie bei den beiden Exemplaren von *Clitocybe nebularis*, an diesen Stellen das Hymenium immer einen mehr oder weniger normalen lamellenartigen Bau besitzen muß.

Wie sich aus der Entwicklungsgeschichte der Bildung von *Clitocybe* weiter ergibt, ist die häufig beobachtete anscheinende Einsenkung solcher Hymenialpartien zurückzuführen auf die Neubildung eines Vegetationsrandes, durchaus entsprechend, wie dies bei der Regeneration des Champignonhymeniums geschildert worden ist. So ist auch sicherlich bei unseren teratologischen Beispielen die Einsenkung der Hymenialpartie beim Champignon und an der Vernarbungsstelle der zusammengewachsenen Exemplare von *Clitocybe infundibuliformis* entstanden. — Von Ludwig sind solche tief in das Hutfleisch eingesenkte Hymenialpartien beschrieben worden, von denen er angibt, daß sie in primär entstandenen Rissen und Sprüngen gebildet worden wären[2]). Vergleicht man aber seine Beschreibung mit den von uns analysierten Fällen, so wird man ohne weiteres dazu geführt, anzunehmen, daß auch hier einer primären Hymenialanlage die Neubildung eines Vegetationsrandes und damit eine Erhebung des Randes, resp. die tiefe Einsenkung gefolgt ist. Hierfür scheint nun weiter besonders der Umstand zu sprechen, daß Ludwig stets von regelmäßiger Lamellenausbildung spricht, die wie aus unseren Untersuchungen folgt, zumeist die Bildung eines Vegetationsrandes voraussetzt. —

Folgt also die Form der Hymenialerhebungen auf der Oberseite durchaus den Bildungsgesetzen der Art und erfordert zu ihrer Erklärung weder teleologische noch phylogenetische Hypothesen, bleibt die Frage zu entscheiden, auf welche Weise die

---

[1]) Das anormale Bildungen auf der Oberseite von Polyporeen wohl eine ähnliche Analyse zulassen, ergibt sich aus der Beschreibung von *Lenzites repanda* bei Hennings *Hedwigia* Bd. 40 1901. Hier soll gleichfalls die Mitte des Hutes Stacheln und irpexartig gezähnte Blätter tragen, die weiter nach dem Rande zu in daedalea-artige Windungen übergehen, um am Rande selbst in Röhren überzugehen.

[2]) Da von vielen Seiten z. B. auch, wie oben ersichtlich, von Boudier dieser Meinung beigepflichtet wird, während ich seine Beschreibung einer ganz anderen Deutung unterziehen möchte, führe ich sie in extenso an. „Bei *Cantharellus cibarius* (L.) Fr. saßen die verkehrten Hüte zu 3—4 auf dem primären Hut oder in Einsenkungen desselben. Bei *Agaricus* (*Dermocybe*) *cinnamomeus* (L.) traf ich einen kleinen Hexenring, in dem 6 verschiedene Exemplare die Doppelhutbildung in verschiedenem Grade zeigten. Während bei einem derselben am Scheitel des Hutes nur ein einfacher Riß zu sehen war, in dem die Lamellen zur Ausbildung kamen, waren bei den anderen die Hüte mehr oder weniger kegelförmig oder trugen nach oben einen knopfförmigen Fortsatz, der am Scheitel einen klaffenden mit völlig radiären Lamellen erfüllten Ritz zeigt. Ähnlich war es bei Exemplaren des Lilaschwammes, *Ag. (Inoloma) amethystinus* (Schäff.) bei denen seitlich von der buckligen Hutmitte eine knopfförmige, oben offene Excreszenz gleichfalls strahlig angeordnete, nach oben gewandte Lamellen enthielt. Bei *Agaricus* (*Clitocybe*) *laccatus* Scop. befand sich unter den aufsitzenden Hüten ein solcher, dessen Lamellen faltig verbogen und verwachsen waren. Der verschiedenen physikalischen Beschaffenheit der Hutmasse entsprechend, treten diese Mißbildungen in sehr mannigfacher Form auf. Es sei in dieser Beziehung nur noch *Lactarius glycosmus* Fr. erwähnt, bei dem in der Trockenheit meist größere Hutfetzen abspringen, welche eine seitlich gerichtete Hut- und Lamellenbildung veranlassen.

In keinem der zuletzt erwähnten Fälle standen die Lamellen und Hüte in Beziehung zu den normalen Lamellen, vielmehr waren es immer die zwischen der geplatzten Oberhaut bloßgelegten hutbildenden Hyphen, die bei eintretender Nässe von neuem ein Hymenophor erzeugten." Aus „Botanisches Zentralbl." Bd, 12 1882.

hymeniumbildenden Hyphen an die Oberseite des Hutes gelangt sind. — Moulins[1]) Idee, daß eine Spore auf der Oberseite gekeimt wäre, und aus ihr dann ein neuer Hut entstanden wäre, ging von der irrtümlichen Voraussetzung aus, daß jeder Hut von einer Spore sich ableiten ließe. Fromond[2]) glaubt alle diese Fälle darauf zurückführen zu müssen, daß durch irgend welche mechanischen Einflüsse der Hut nach oben gefaltet wurde, dann die zusammenstoßenden Ränder verwachsen, und so schließlich oben und unten je ein Hut entstände. Doch weißt schon De Seynes darauf hin, daß unmöglich die Fälle sich so erklären ließen, bei denen mitten auf dem Scheitel des Hutes ein umgekehrter anderer säße. Er glaubt viele solcher Bildungen durch Verwachsungen erklären zu dürfen, worauf bereits oben hingewiesen wurde. — Da häufiger die Verbildung von Hutpilzen durch die Anwesenheit parasitischer Pilze festgestellt wurde, wurde ihnen auch Anregung zur Neubildung des Hymeniums auf der Oberseite zugeschrieben, doch ließen sich fast nie in diesen Fällen Pilze nachweisen. — Ein Analogon mit den Beobachtungen an Polyporaceen führt Penzig dazu, aus der im übrigen durchaus isoliert stehenden Angabe Duchatres[3]), daß auf nach unten im Dunkeln hängenden Hüten von *Coprinus* spez. sich auf der morphologischen Hutoberseite Lamellen bildeten, zu folgern, daß auch hier die Lage im Raum in Betracht kommen könne, und ähnliche Anschauungen werden auch von Vuillemin[4]) im Anschluß an Beobachtungen bei Hydnum zum Ausdruck gebracht. — Es wurde schon erörtert, daß wohl irrtümlicherweise Ludwig für entsprechende Bildungen das Auftreten von Rissen und Sprüngen verantwortlich macht, die unter dem Einfluß einer sehr feuchten durch einzelne warme und trockene Tage unterbrochenen Witterung aufgetreten sein sollten, und die, statt zu vernarben, Lamellen bildeten. — Guèguen[5]) schließt aus seinen Beobachtungen, daß der Hut vom Hymenium bis nach oben hin platzen könne, dann das Hymenium nach oben übertrete und dann wieder eine Vernarbung der Wunde stattfindet. — Auch Hennings[6]) meint nach in der Natur beobachteten Verhalten, daß besonders mechanische Ursachen, Druck, Reibung und dergl. Sprossungen und solche Verbildungen hervorrufen. —

Nach unseren Beobachtungen über die Regeneration des Champignonhymeniums, das sich ausschließlich im Anschluß an altes bildet, scheinen auf den ersten Blick diejenigen Vermutungen am wahrscheinlichsten, bei denen auf irgend eine Weise ein Zusammenhang mit dem alten Hymenium gefordert wird, sei es, wie Fromond will, durch einseitliche Faltung, sei es wie Guèguen will, durch ein zum Hymenium gehendes Loch. Ein dem von Fromond beobachteten und von ihm als Zwischenstadium zur geschlossenen schüsselförmigen Bildung gedeuteten analogen Fall stellt sicherlich unser *Hypholoma* spec. (Taf. XII Fig. 5) dar. Dennoch halte ich es für nicht wahrscheinlich, daß es auf diese Weise zur eigentlichen schüsselförmigen

---

[1]) Moulins: Soc. bot. d. Fr. V, 1858.

[2]) Fromond: Bull soc. Bot. de Fr. 1860 Bd. 7.

[3]) Duchatres: Garden. chroni. 1870.

[4]) Vuillemin: Remarques sur les productions des hyméniums adventives. Bull. d. l. soc. myco. d, Fr. VII, 1891.

[5]) Guèguen: S. l. hyméniums surnuméraires de quelques Basidiomycètes etc. Bull. d. l. soc. myc. d. Fr. XVII, 1902.

[6]) Hennings: Über einige interessante deutsche Hutpilze. *Hedwigia* 47, 1903.

Bildung kommen kann, da dann zwei Hymenialpartien mit einander verwachsen müßten, die sicherlich dazu sehr wenig geeignet sind, da bei den normalen dicht gedrängt entstehenden Lamellenanlagen solche Verwachsungen nie vorkommen. Hingegen dürfte in manchen Fällen die Vermutung Guèguens zutreffen, daß bei einer Verletzung des Hutes Hymenialteile auf die Oberfläche versprengt werden können. So wenigstens findet der exceptionell seltene von uns aufgefundene Fall beim Champignon seine Erklärung. (Taf. XIII Fig. 4 u. 5.) Die nach der adventiven Hymenialbildung hinweisende Lücke im Innern des Hutes und des Stieles scheint der Rest der Verwundung (vielleicht Tierfraß?) zu sein, die aber auch hier augenscheinlich in sehr jugendlichem Stadium stattgefunden haben muß. — Der Anschluß an altes Hymenium kann aber auch noch auf eine andere Weise zustande kommen, die, wie ich glaube, öfters solche Bildungen veranlaßt. Bei unserem zusammengewachsenen Exemplare von *Clitocybe infundibuliformis* (Taf. XII Fig. 2 u. 3) sieht man deutlich, wie das Hymenium auf der Oberseite des einen Exemplars zwar nicht im Zusammenhang mit seinem eigenen steht, aber wohl mit dem seines Nachbars, von dem aus sicherlich die hymenialbildenden Hyphen herüber gewachsen sind. — Daß auf Wunden an sich ohne Verbindung zum Hymenium neues Hymenium auftreten sollte, halte ich wenigstens beim Champignon für ausgeschlossen, für andere Hutpilze, wie oben ausgeführt wurde, für unerwiesen und unwahrscheinlich. — Wie es für *Clitocybe dealbata* festgestellt werden konnte, ist aber wohl in den meisten Fällen die Hymeniumbildung an der Oberseite als eine typische Hymenialneubildung aufzufassen, aus Gründen, die voraussichtlich ähnliche sind, die die Hymenialbildung im Primordium veranlaßt haben. Für diese Auffassung spricht, daß alle diese Bildungen fast ausschließlich bei denjenigen Formen beschrieben werden, die nach Fajod typisch gymnokarp sind, bei denen also normalerweise die Hymeniumbildung noch nicht so speziell auf eine bestimmte Entwicklungsstelle, wie bei den angiokarpen Formen beschränkt bleibt. Es sind immer wieder dieselben Pilzgattungen, bei denen in ausgedehnter Weise solche Bildungen beschrieben worden sind, nämlich, *Cantharellus, Russula, Lactarius, Marasmius, Collybia, Clitocybe, Tricholoma.* Viel seltener zeigen subangiokarpe Formen solche Bildungen wie *Coprinus, Dermocybe, Lentinus, Cortinarius*, während bei typisch endokarpen anscheinend keine zur Beobachtung gelangt sind. — In den näher bekannten Fällen sind nun nachweisbar die Pilze unter anormalen Bedingungen erwachsen, wie es besonders bei den von Klebahn[1]) und Hennings[2]) beobachteten Fällen von *Tricholoma conglobatum (Vittad.)* Sacc., die aus der Wand von Kellern hervorbrachen, festgestellt wurde, wobei sich wohl Feuchtigkeit, mangelnde Sauerstoffzufuhr, Dunkelheit und vielleicht auch andere Momente kombiniert haben. — So wäre es auch verständlich, daß bei anormalen Witterungsverhältnissen häufig plötzlich viele solcher adventiven Hymenien aufträten, und nicht, wie Ludwig will, durch die hierdurch hervorgerufenen Risse und Sprünge. — Wie an den Stielen geschädigter *Coprinus*-fruchtkörper überall neue Fruchtanlagen gebildet werden, gehen auch hier gewisse Zellen des Hutes in embryonale Zustände über. Sie bilden aber nur Hymenial-

[1]) Klebahn: Über eine merkwürdige Mißbildung eines Hutpilzes, Jahrb. d. Hamburger wissenschaftl. Anstalten. XXII, 1904.

[2]) Hennings. l. c.

zonen, die, da sie schon von differenziertem Hutfleisch umgeben sind, nicht mehr die Bildung neuer ganzer Fruchtanlagen hervorzurufen vermögen, sondern, indem sie quasi den alten Hut als Basis benutzen, bilden sie auf ihm neue Hymenialerhebungen. — Hiermit steht dann in vollster Übereinstimmung, daß, wie festgestellt wurde, keine sicheren Fälle bekannt sind, bei denen auf dem Hut ein neuer Hut hervorgesproßt wäre. —

Sicherlich werden aber auch Fälle vorkommen, es möchte hierzu besonders die von Boudier[1]) beschriebene morchelloide Ausbildung von *Cortinarius scutulatus* gerechnet werden, bei denen für die Ausbildung von Hymenium auf der Oberfläche irgend welche äußere Einwirkungen nicht herangezogen werden dürfen, sondern bei denen es sich um Mißbildungen handelt, durch Modifikation der inneren Struktur, Mutationen im Sinne De Vries, die voraussichtlich auch erblich sein würden. Abgesehen von der Art seines Auftretens inmitten normaler Pilze kann dies wohl auch daraus geschlossen werden, daß hier die gesamte Oberfläche mit Hymenium bedeckt ist, also die bei normaler Entstehung zur Hutoberflächenbildung bestimmten Hyphen sich sämtlich in Hymenialhyphen verwandelt haben. — Eine solche spontane Mutation, von der wir ja bei höheren Pflanzen wissen, daß sie besonders häufig in künstlicher Kultur bei reichlichster Nahrungszufuhr einzutreten pflegt, liegt auch sicherlich bei kultivierten *Agaricus cristatus* vor, bei denen nach W. G. Smith[2]) alle Hüte, ein lamellenförmiges Hymenium auf der Oberseite trugen. Hierher mag auch ein von Ludwig[3]) aufgefundener Fall von *Paxillus involutus* gestellt werden, bei dem eine eigentliche Hutbildung unterblieben war, und bei dem sich das Hymenium auf der ganzen Oberfläche des kugelig angeschwollenen Strunkes gebildet hatte. Da die Bildung auch hier keine randwärts fortschreitende ist, konnte sich naturgemäß statt der gewöhnlichen Lamellen nur ein grubenförmiges polyporusähnliches Hymenium ausbilden.

Solche Mutationen können nun aber auch andere morphologische Verhältnisse ändern, wie sie ja auch die verschiedenen Rassen des Champignons in der Kultur herbeiführen. Hier kann es dann vorkommen, daß mehr oder weniger anormale Rassen gebildet werden, bei denen augenscheinlich der Gleichgewichtszustand eine starke Verschiebung erfahren hat. Bei einer von den Züchtern sehr gefürchteten Form bleibt der Hut sehr klein, dafür schwillt die Basis des Stieles zu einem unförmigen Gebilde an. (Taf. X Fig. 14.) So sehen dann die Pilze ganz ähnlich aus wie die, welche von parasitären Pilzen befallen wurden, wie zumal von Hypomyces. Auch hier ist häufig der Hut nur in der Anlage vorhanden und dafür die Basis zu großen Knollen entwickelt.

Eine sehr merkwürdige Monstrosität, die ich gleichfalls als Mutation deuten möchte, ist von Boudier[4]) für *Collybia maculata* A. et S. beschrieben worden. Das Hymenium auf der Unterseite war statt in Lamellen, in mit Zähnen versehenen konzentrischen Ringen in sehr regelmäßigen Abständen gebildet worden und er-

---

[1]) Boudier. Bull. soc. myc. d. Fr. VI 1830.
[2]) Garden Chron. 1872 p. 218 (cit. nach Penzig).
[3]) Ludwig: Sur une forme nouvelle teratologique de *Paxillus involutus* Bull. de la soc. mycol. d. Fr. Bd. VI. 1890. P. Magnus Mycol. Mitteilung Bot. Ver. Pr. Brandenb. 1896.
[4]) Boudier: Sur une anomalie remarcable de *l'Agaricus maculatus*. Bull. d. la soc. Bot. d. Fr. 1872, Bd. 19.

innerte so sehr an die Gattung *Cyclomyces*. Nur sehr wenig normale Lamellen waren ausgebildet. Durch eine innere Veränderung hatte also hier das Hymenium seine Eigenschaft geändert, in der Richtung des fortwachsenden Randes Lamellen zu bilden, vielmehr wird hier die periodische Neubildung wellenförmig vom Rande her erfolgen. Wenn wir uns erinnern, daß die Hymeniumneubildungen besonders leicht senkrecht zur Wachstumsrichtung der Lamellen auftreten können, so müssen wir schließen, daß hier wahrscheinlich eine ganz geringe Umschaltung der morphologischen Fähigkeit genügt habe, diese Veränderungen hervorzurufen.

Viel häufiger, bei manchen Agaricinen sogar sehr häufig, sind solche Anormalitäten, bei denen die Lamellen durch Querleisten unter einander mehr oder weniger verbunden werden, so daß ein netzförmiger Bau des Hymeniums entstehen kann. Man hat dieses vielfach als Rückschlagserscheinung auffassen wollen. Nach unseren Darlegungen wird man in jedem einzelnen Falle zu prüfen haben, ob man es nicht mit irgend welchen mechanischen Wachstumserscheinungen zu tun hat, wie z. B. bei dem auf Taf. XII Fig. 4 abgebildeten Exemplar von *Clitocybe infundibuliformis* bei dem dort netzförmige Lamellen entstanden sind, wo es an einen Baumstumpf angedrückt wuchs. — Es können aber auch wirkliche Mutationen vorliegen, bei denen die morphologische Eigenschaft der Hymenialerhebungen, nur an der Basis am Vegetationsrand fortzuwachsen und dort neue Lamellen einzuschieben, geändert wird.[1]) Doch wird man sich in Acht nehmen müssen, ohne weiteres daraus phylogenetische Schlüsse ziehen zu wollen, da auch hier die inneren Hemmungsverhältnisse sich nur um ein geringes zu verschieben brauchen, um solche netzförmigen Verbindungen entstehen zu lassen. — Jedenfalls ist es sehr charakteristisch, daß die netzartigen Verbindungen auch zumeist nur an der Basis der Lamellen und nicht am Hutrande vorzukommeu pflegen, und weiter zumal bei den gymnokarpen Formen, bei denen nach Fajods Untersuchungen die primäre Hymenialfläche relativ lange glatt bleibt.

[1]) Für den Champignon hat Patoullard (Note sur une déformation polyporoide du Champignon du couche. Bull. soc. myc. t. XIV p. 46—47) einen Fall beschrieben, bei dem das gesamte Hymenium netzartig ausgebildet war.

Ausblick auf phylogenetische Probleme.

Es ist der Versuch gemacht worden, die Bildungsregeln aufzudecken, die es bewirken, daß durch das Zusammenschließen selbständig wachsender Zellfäden so einheitliche Formen wie die der Hutpilze gebildet werden. Es hat sich gezeigt, daß sich dieser Vorgang auflösen läßt, in Einzelphasen, teils in mehr oder weniger übersehbare Reizmomente, teils in vorläufig noch nicht weiter zu analysierende Reizkomplexe, die allgemein als „Korrelationsvorgänge" bezeichnet wurden. Indem durch willkürliche Eingriffe einzelne Reizmomente und Korrelationsvorgänge in anormale Wirksamkeit gebracht werden, gelingt es, höchst merkwürdige anormale Formen zu erzielen, die im normalen Entwicklungsgang nicht aufzutreten pflegen. —

Der normale Entwicklungsgang kommt beim Champignon so zustande, daß, bei in normalen Grenzen sich bewegenden Wachstumsbedingungen, die einzelnen formbildenden Momente hinter einander in Wirksamkeit treten müssen, oder wie Reinke[1]) sagt: „Die Entwicklung besteht in einer Folge oder Kette von Erscheinungen, die wir uns im Bilde von Auslösungen vielleicht am besten vorstellen. Die Entstehung jeder Phase wird durch die nächst vorhergehende ausgelöst" und weiter: „mit maschinenartiger Sicherheit und unerläßlicher Notwendigkeit folgt eine Phase aus der anderen, bis die erblich überkommene Form vollendet ist." — Dies tritt beim Champignon dadurch besonders scharf zutage, daß, wie wir sahen, der „Gesamtplan" seiner Formbildung sich völlig unabhängig von äußeren richtenden Kräften verwirklichen kann. — Der Wert dieses Gesamtplans für den Gesamtorganismus liegt unzweifelhaft in der zweckentsprechenden Verbreitung der Sporen.[2]) Beim Champignon kann er erst dann zum Ausdruck kommen, wenn nach einer komplizierten Entstehungsfolge das letzte Reifestadium erreicht ist, und der Hut sich aufgespannt hat. Alle Reizmomente und komplizierten Korrelationsvorgänge, alle inneren Bedingungen der Entwicklung sind nur diesem Zwecke dienstbar. —

Die Formbildung vieler anderer Hymenomyceten, die in ihren differenzierteren Gruppen gleichfalls vielfach vom Substrat abstehende Hüte bilden, scheint nun auf ganz andere Weise zustande zu kommen. Obgleich die Formbildung noch bei

---

[1]) Reinke: Einleitung in die theoretische Biologie 1901.

[2]) Falk: Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten und der biologische Wert der Basidie. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1904, Bd. IX, Heft 1.

keiner dieser Formen unter diesem Gesichtspunkt genauer untersucht worden ist, wissen wir doch so viel, daß hier die wesentliche Differenzierung des Fruchtkörpers, ebenso wie die Gesamtform, in direkter Abhängigkeit von richtenden Kräften und äußeren Bedingungen zustande kommt. — In dem undifferenzierten, aber unter zur Fortpflanzung geeigneten Bedingungen stehenden primären Hyphenkonglomerat scheint sich dort eine Oberhaut resp. die Hymenialschicht auszudifferenzieren, wo die geeigneten äußeren Bedingungen zu ihrer Bildung gegeben sind. Ob hierfür der Schwerkraftsreiz, größere Dunkelheit oder Feuchtigkeit des Substrats größere Bedeutung haben, ist für die prinzipielle Seite der Frage relativ gleichgiltig.

Wie für *Stereum hirsutum* von P. Magnus[1]) und Göbel[2]), wie für Polyporeen von P. Magnus und Falk[3]) näher untersucht worden ist, wechselt die Form der Fruchtkörper und des Hymeniums in weiten Grenzen nach der Lage am Substrat. In jedem Falle wird das Hymenialgewebe, wenn angängig, so gebildet, daß es in seiner Hauptausdehnung wagerecht nach unten zu liegen kommt. So werden bei *Merulius* und *Polyporus vaporarius* die Hyphen auf der Unterseite des Substrats direkt in hymeniumtragendes Mycel umgewandelt, mit den für die Form morphologisch gegebenen Hymenialbildungen. Bei *Stereum* ist die obere Seite am Substrat befestigt, so daß auch hier das Hymenium frei auf der Unterseite ausgebildet ist. — Befindet sich das fruktifizierende Mycel am senkrecht gerichteten Substrat, können hier gleichfalls oft Hymenialerhebungen entstehen, so bei *Merulius* und *Polyporus vaporarius*, oder das Mycel wächst wagerecht weiter, erst an seiner Unterseite wird die Hymenialschicht gebildet, und es entstehen die charakteristischen seitlich abstehenden Hüte, so bei *Stereum, Polyporus vaporarius* und *versicolor*. Oder schließlich das zur Fruchtbildung geeignete Mycel bedeckt die Oberseite des Substrats, dann kann die Hymenialbildung entweder auf der Oberseite normalerweise stattfinden, wie bei *Stereum*, oder nur in seinen ersten Bildungsstadien, wie bei *Merulius* und *Polyporus vaporarius*, bei denen aber dann die normalen Hymeniumformen im allgemeinen nicht gut zur Ausbildung gelangen, und diese ersten Stadien werden bald von nicht hymeniumtragenden Hyphen überwachsen (Falk). Oder schließlich es erhebt sich, wie es bei *Polyporus vaporarius* geschehen kann, eine größere Gewebemasse über das Substrat, das am oberen Ende sich verbreitert, zu einem fortwachsenden Rande wird, der nunmehr ganz, wie am senkrechten Substrat sich wagerecht ausbreitet und auf seiner Unterseite das normale Hymenium trägt. —

Bei anderen Polyporeenarten ist die morphologische Tendenz, die Ausbildung des Hymeniums erst in einer weiter vom Substrat entfernten Stelle zur Ausbildung zu bringen, schon weiter fortgeschritten. P. Magnus hat gezeigt, wie es hier ganz auf die Lage am Substrat ankommt, ob bei diesen Formen der Stiel dem Hut seitlich (Pleuropod) oder zentrisch (Mesopod) ansitzt. — Es ist nun sehr interessant, daß es hier nun Formen gibt, die sich anscheinend gleich leicht zu pleuropoden und mesopoden Hüten ausbilden können, wie *Polyporus biennis*, während bei anderen

[1]) P. Magnus: Einfluß der Lage des Substrats auf die Ausbildung der Fruchtträger einiger gestielter *Polyporus*arten. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1888.
[2]) Göbel: Die verschiedene Ausbildung der Fruchtkörper von *Stereum hirsutum*. Flora 1902. Bd. 80.
[3]) Falk: l. c.

entweder die pleuropode Form, wie beim *Polyporus squammosus*, oder die mesopode Form, wie beim *Polyporus Schweidnitzii* Fr., überwiegt, die sich nur relativ selten in die entgegengesetzte verwandeln lassen. Hier sind also aus den richtenden äußeren Bedingungen, wenn man so will, innere Bedingungen geworden, die die gleiche Form mehr oder weniger unabhängig von den richtenden äußeren Kräften zur Ausbildung bringen können. — Es würde nun nicht schwer sein, alle Übergänge zu finden, von den Polyporaceen, die die Tendenz haben, mesopode Hüte zu bilden, bis zum Champignon, bei dem völlig unabhängig von irgend welchen äußeren Einflüssen stets ein zentral gebildeter Hut zur Ausbildung gelangt. — In ähnlicher Weise gelingt es nun bei allen übrigen Organisationsmerkmalen solche Reihen aufzustellen, bei denen die nachweisbar durch den Reiz der äußeren Einflüsse entstehenden Differenzierungen übergehen in solche, die unter dem Einfluß der inneren Bedingungen zustande kommen. — Das Hymenium bildet sich anfänglich durch äußere Reize, mag nun Schwerkraft oder Dunkelheit das wesentliche auslösende Moment sein, auf der freien dem Boden zugekehrten Seite der Fruchtkörper. Bei den Agaricinen ist seine Entwicklung bei den niedersten Formen auf die freie morphologische Unterseite der sich aus inneren Gründen bildenden Fruchtkörper beschränkt, und es kann nur durch eine Häufung von extremen anormalen Wachstumsbedingungen an die Oberfläche gelangen, beim Champignon wird es nur in einer bestimmten Entwicklungsstufe im Innern des Fruchtkörpers neu gebildet und seine normale Ausbildung kommt völlig unabhängig von richtenden äußeren Einflüssen zustande. —

Die Oberhaut ist ebenso wie bei den Polyporeen noch bei den niederen Agaricinen, wie deutlich aus den Regenerationsversuchen folgt, nur die Umbildung der jeweilig an der Oberfläche liegenden Hyphen des Hutes; beim Champignon werden die Huthyphen nur in einem relativ jugendlichen Stadium zu Oberhauthyphen umgebildet; bei den endokarpen Formen entstehen sie durch eine typische Differenzierung durch innere Bedingung.

Die Hymenialerhebungen sind bei den niedersten solche bildenden Hymenomyceten nur unregelmäßige Faltungen der Hymenialfläche; durch regelmäßiges randwärts fortschreitendes Wachstum des Fruchtkörpers vermögen sie zu morphologisch differenten Gebilden zu werden, und erst dadurch, daß durch innere Bedingungen komplizierte Hemmungserscheinungen auf die Hymenialerhebungen bildende Fläche einwirken, ist es möglich, daß der normale lamellenförmige Bau der Agaricinen zustande kommt. Wird diese Hemmung künstlich aufgehoben, muß in mechanisch notwendiger Weise die Hymenialfläche eine den niederen Formen entsprechende Zahn-, Netz- oder Grubenförmige Bildung erzeugen. — Nur mit dieser Erläuterung wäre es möglich die eigentümlichen Regenerations- und teratologischen Formen als Rückschlagsbildungen zu bezeichnen, daß nämlich, wenn die durch die höhere Differenzierung bewirkten Hemmungen aufgehoben sind, nun die ungehemmten Bildungen einer niederen Differenzierung sich geltend machen kann. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die morphologisch niederen Differenzierungen in der Hymenomycetenreihe nicht in Übereinstimmung stehen mit einer phylogenetisch tieferen Stufe, ebensowenig daß, wie Brefeld im Gegensatz zu allen anderen Mykologen zumal de Bary will, die Agaricinen sich aus den endokarpen Formen wie *Amanita* ab-

leiten lassen sollten. — Hingegen muß es als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß, wie schon eine Reihe von Forschern aus anatomischen Gründen angenommen haben, die anscheinend so einheitliche Agaricinenreihe polyphyletisch entstanden ist, nachdem hier nachgewiesen werden konnte, wie nur geringe sicherlich leicht zustande kommende Umdifferenzierungen der morphologischen Eigenschaften nötig sind, die Bildung eines lamellenförmigen Hymeniums zu veranlassen. — Aber auch über den Anschluß zu den Phalloideen scheint mir das aufgefundene erste Entwicklungsstadium des Champignons wichtige Anhaltspunkte zu geben. Es besitzt eine auffallende Ähnlichkeit mit dem von Fischer[1]) beschriebenen jugendlichen Zustand des Fruchtkörpers von *Phallus impudicus*, doch könnten über die eventuellen näheren Beziehungen, die bisher nur in der Gasteromycetenreihe bekannt, erst eingehende vergleichende Untersuchungen Aufschluß geben.

Wie es nun zu deuten ist, daß die als formbildende Reize wirkenden äußeren Kräfte im Laufe der Entwicklung entbehrlich und durch innere Reize ersetzt werden, wie es auch sonst, wenn vielleicht auch nicht in so ausgesprochener Weise, im organischen Reich häufiger der Fall zu sein scheint, darüber lassen sich nur Spekulationen anstellen.[2]) Dies mag daher unterlassen werden und es soll nur hervorgehoben sein, daß diese Erscheinungen ebenso gut durch die Theorien einer direkten Bewirkung, wie durch eine Selektionstheorie in strengem Sinne deutbar sind. —

---

[1]) Ed. Fischer: Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Phalloiden. Denkschrift der Schweiz. naturf. Ges. Bd. 32 I 1890.

[2]) Vergl. Plate: Über die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprinzips und Probleme der Artbildung. 1903 S. 183 ff.

Tafel-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1—5 *Agaricus campestris.*

Fig. 1 und 2. Regeneration zweier Hüte, die durch einen Medianschnitt in jugendlichem Stadium gespalten wurden und bei denen sich beide Hälften weiter entwickelt haben. Das Hymenium hat sich größtenteils Polyporus-artig regeneriert. 1. etwa 2/1, 2. etwa 3/1.

Fig. 3. Regeneration eines etwa median geschnittenen Hutes, von dem die eine Seite abgetrennt wurde. Etwa 2/1.

Fig. 4. Regeneration des Hymeniums in grubiger Form an der Stielseite. Etwa natürl. Gr.

Fig. 5. Netzförmige Hymenialerhebungen auf einer Lamelle. Etwa natürl. Gr.

Fig. 6. *Collybia tuberosa.*

Fig. 6. Regeneration eines gespaltenen Fruchtträgers.

Tafel IX.

Fig. 1—6. *Agaricus campestris.*

Fig. 1 und 2. Regeneration eines etwa median eingeschnittenen etwas älteren Hutes von der Ober- und Unterseite. Etwa natürl. Gr.

Fig. 3 und 4. Regeneration eines Hutes, der durch einen Horizontalschnitt verletzt war, von der Ober- und Unterseite. Etwa natürl. Gr.

Fig. 5. Vegetative Aussprossung auf den Lamellen. Etwas verkleinert.

Fig. 6. Positiv geotropische Krümmung der Lamellen an einem Hut, der schräg mit der Unterseite nach oben aufgerichtet wurde. Etwas verkleinert.

Tafel X.

Fig. 1—15. *Agaricus campestris.*

Fig. 1. Weiterentwicklung eines in älterem Stadium median eingeschnittenen Hutes. Natürl. Gr.

Fig. 2. Hyphen, die im Beginn der Hymeniumregeneration auftreten.

Fig. 3 nnd 4. Weiterentwicklung von Lamellen, die durch einen Tangentialschnitt durch den Hut verletzt waren. 3. Nahe dem Hutrand. 4. Nahe der Hutmitte. Natürl. Gr.

Fig. 5—8. Fruchtkörperbildung in der jungen Fruchtanlage nach Medianschnitten. Etwas schematisiert. 12/1.

Fig. 5. Bildung der umgekehrt napfförmigen hymeniumbildenden Schicht innerhalb einer Innenzone.

Fig. 6. Die hymeniumbildende Schicht dringt bis an den Rand der Innenzone vor. Die Stielbildung beginnt.

Fig. 7. Die hymeniumbildende Schicht wird in der Mitte gesprengt, der Stiel weiter gebildet.

Fig. 8. Die hymeniumbildende Schicht hat sich zu der jungen Hymenialfläche umgewandelt, die Innenzone ist gegen die Hutoberseite nicht mehr abgesetzt, Stiel und Ring haben sich ausdifferenziert.

Fig. 9. Regeneration eines im jugendlichen Stadium verletzten Hutes. Das Ringgewebe ist nicht regeneriert. Natürl. Gr.

Fig. 10a und b. Junge Fruchtkörper aus umgelegten Substrat erwachsen. Natürl. Gr.

Fig. 11. Medianschnitt durch einen Fruchtkörper, an dem zwei Hüte sich ausdifferenzieren. Natürl. Gr.

Fig. 12. Fasciation. Natürl. Gr.

Fig. 13. Bildung vieler Hutanlagen an einem Fruchtkörper. Natürl. Gr.

Fig. 14. Champignonrasse mit sehr dicker Basis. Natürl. Gr.

Fig. 15. Der durch eine Klemme am Aufspannen gehemmte Hut sitzt einem sehr langen Stiel auf. Natürl. Gr.

Tafel XI.

Fig. 1—9. *Agaricus campestris.*

Fig. 1. Regeneration des Hymeniums auf der Wundfläche eines Radialschnittes[1]) 4/1.

Fig. 2. Regeneration des Hymeniums auf der Wundfläche eines Tangentialschnittes. 3/1.

Fig. 3. Neubildung eines Vegetationsrandes an der Innenseite der Lamellen. 2/1.

Fig. 4—6. Hymeniumneubildungen in Oberflächenansicht. 45/1.

Fig. 4. Die nach unten zu mehr stachlige Ausbildung ist dem alten Hymenium zugewandt und geht nach oben zu in eine mehr netzförmige über.

Fig. 5. Die unten netzförmigen Erhebungen gehen nach oben zu in den regenerierten Vegetationsrand mit normalen Lamellen über.

Fig. 6. Netzförmig regenerierte Neubildungen, weiter entwickelt.

Fig. 7. Querschnitt durch regeneriertes Hymenium. 45/1.

Fig. 8. Querschnitt durch einen normalen Vegetationsrand. 45/1.

Fig. 9. Oberflächenansicht eines normalen jugendlichen Hymeniums, links Stiel, rechts Vegetationsrand. 45/1.

Tafel XII.

Teratologische Fälle, ungefähr natürl. Gr.

Fig. 1—4. *Clitocybe infundibuliformis.*

Fig. 1. Einem Fruchtkörper sitzt umgekehrt ein anderer auf, auf dessen Stiel sich ein dritter in normaler Lage erhebt.

[1]) Gezeichnet von Dr. S. Simon, dem ich hierfür bestens danke.

Fig. 2 und 3. Verwachsungsstelle zweier Hüte von oben und unten. Auf der Oberseite hat sich in einer Einsenkung ein netzförmiges Hymenium gebildet.

Fig. 4. Netzförmige Hymeniumbildung an der gepreßten Seite.

Fig. 5. *Hypholoma* spec.

Fig. 5. Seitlich eingefalteter Hut mit netzförmiger Hymeniumbildung.

Fig. 6 und 7. *Clitocybe nebularis.*

Fig. 6. In der Mitte des Hutes ein Hutlappen, auf dessen Unterseite normale Lamellen stehen.

Fig. 7. Unregelmäßig grubiges Hymenium auf der Hutmitte. (Medianschnitt dieses Pilzes. Taf. XIII Fig. 8) (6 und 7 waren vor dem Photographieren zur Untersuchung durchschnitten worden).

Fig. 8—10. *Clitocybe dealbata.*

Fig. 8. Muschelförmige, umgekehrte kleine Hüte auf der Hutoberseite.

Fig. 9. Unregelmäßige knopfförmige Erhebungen auf der Hutoberseite.

Fig. 10. Größere Hutlappen auf der Hutoberseite.

Tafel XIII.

Teratologische Fälle.

Fig. 1—5. *Agaricus campestris.*

Fig. 1 und 2. Verwachsung zweier Fruchtkörper in der Hutmitte. 2. Medianschnitt. Natürl. Gr.

Fig. 3. Verwachsung zweier Fruchtkörper, die an schrägem Substrat erwachsen waren, mit der Hutmitte des einen an der Basis des andern, an dem noch der Rest des Mycelstranges sichtbar. Medianschnitt. Natürl. Gr.

Fig. 4. Medianschnitt durch einen Fruchtkörper, der seitlich einen pockenartigen Auswuchs c—d trägt, der mit netzförmigem Hymenium bedeckt ist. Natürl. Gr.

Fig. 5. Der Auswuchs in Oberflächenansicht. 3/1.

Fig. 6—7. *Collybia infundibuliformis.*

Fig. 6. Auf den ursprünglichen Lamellen laufen senkrecht andere Lamellen 5/1.

Fig. 7. Augenscheinlich bei der Entwicklung verletzter Hut, zu dem 6 a—b gehört. Natürl. Gr.

Fig. 8. *Clitocybe nebularis.*

Fig. 8. Medianschnitt von Taf. XII Fig. 7 etwas schematisiert. Natürl. Gr.

Fig. 3—12. *Clitocybe infundibuliformis.*

Fig. 3. Schnitt durch eine junge Hymeniumneubildung auf der Hutoberseite o = Oberhaut, d = dichtere Hyphenverzweigung, p = pallisadenartiges Gewebe, V = neugebildeter Vegetationsrand 30/1.

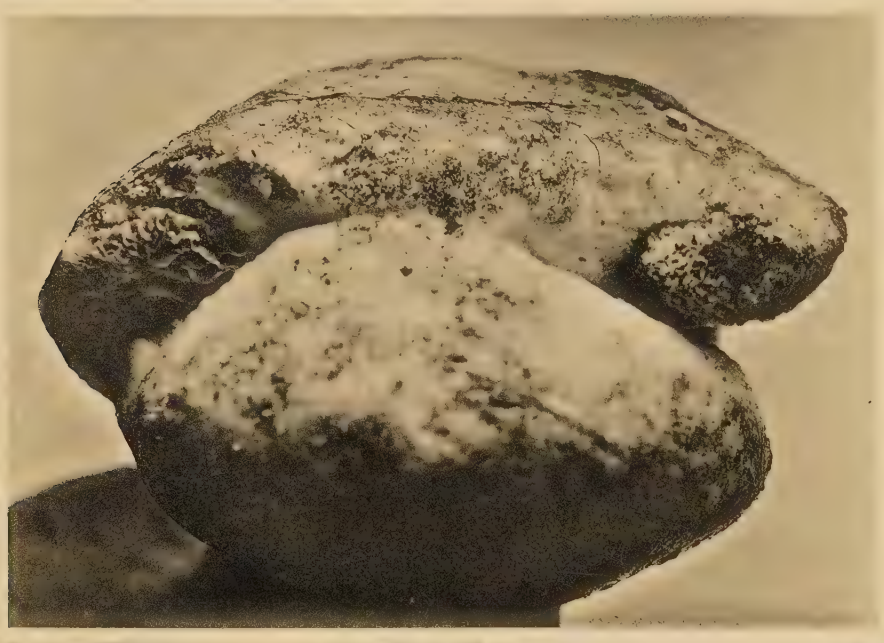
Fig. 10, 11, 12. Verschiedene Neubildungsformen auf der Hutoberseite der Exemplare von Taf. XII Fig. 8—10.

J. F. Starcke, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 135.

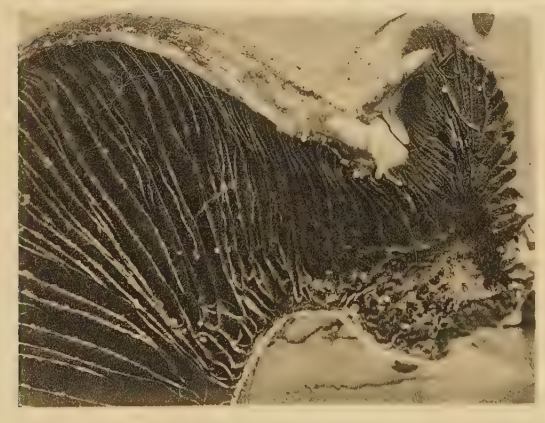
1

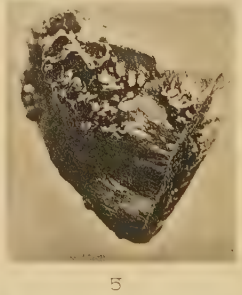
3

2



4





5

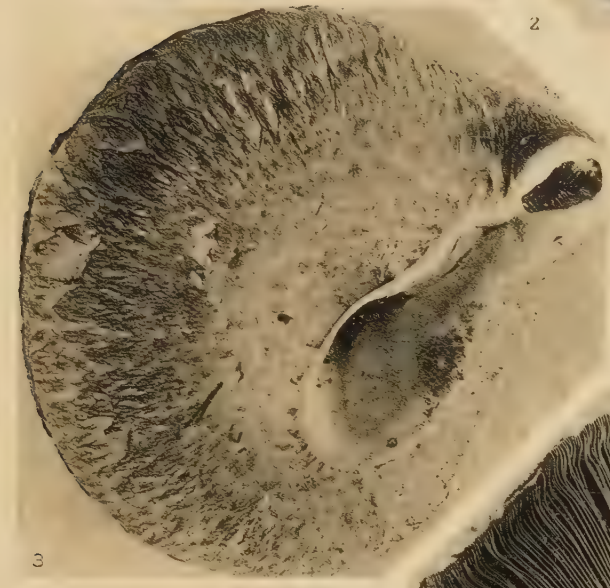
6

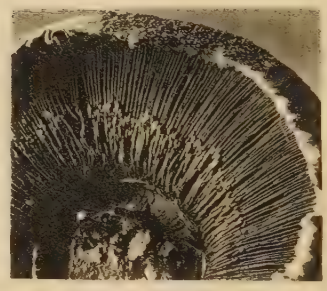
Phot. W. Magnus. Meisenbach, Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.

W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze.

1

2


3


5

4

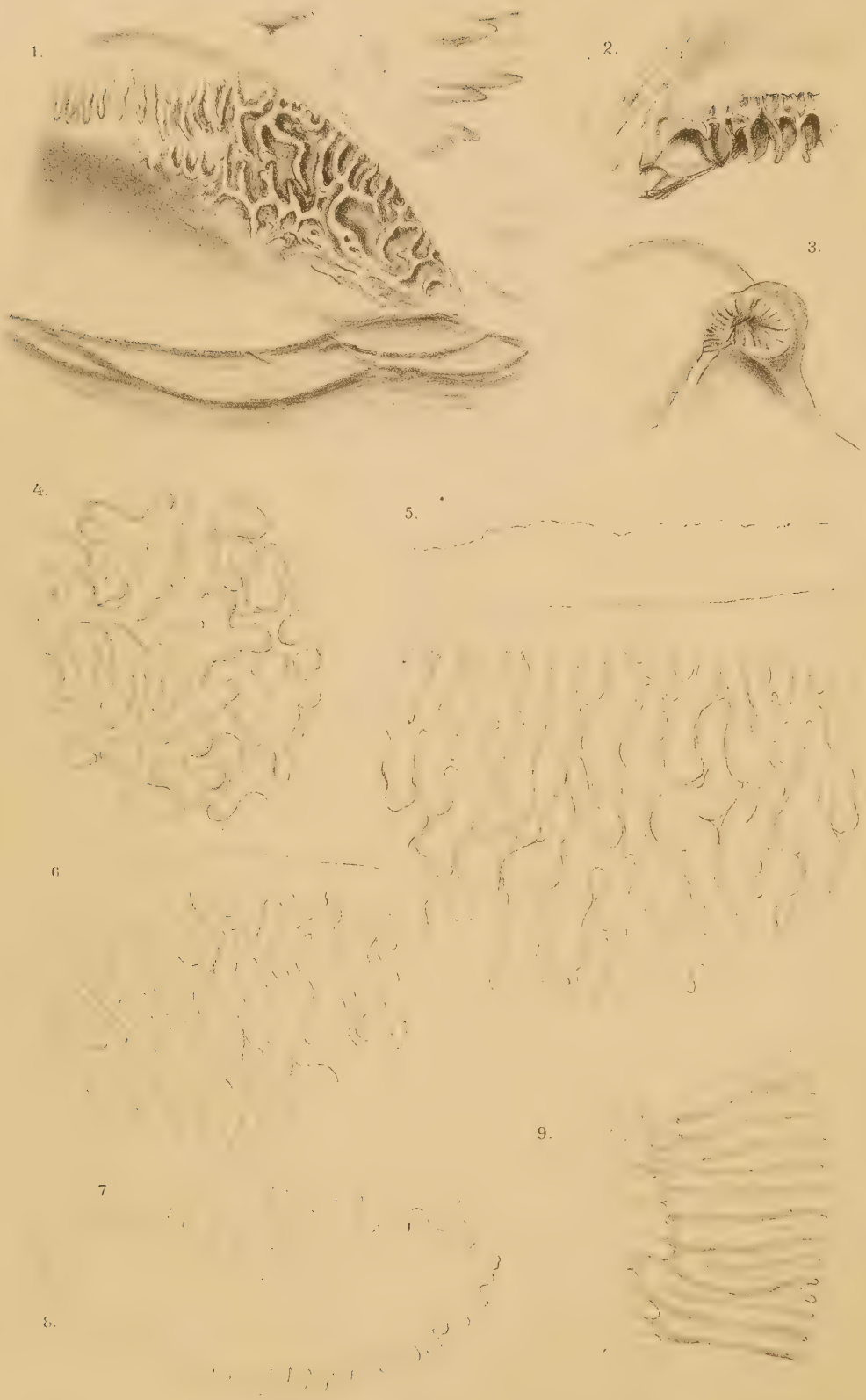
6

Phot. W. Magnus. Meisenbach, Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.

W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze.

Phot. W. Magnus. Meisenbach, Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg

W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze.



W. Magnus del. E. Laue Lith. Inst. Berlin

W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze.